



Facultad de Física

**DINÁMICA DE POBLACIONES: SOBRE LA
BASE DEL MODELO DE LOTKA-VOLTERRA**

**POPULATION DYNAMICS:
ON THE BASIS OF THE MODEL OF LOTKA-VOLTERRA**

Trabajo Fin de Grado
GRADO EN FÍSICA

Alumno:
Juan Escamilla Martín

Tutora:
Prof.^a Dra. M.^a Carmen Lemos Fernández
Departamento de Física de la Materia Condensada

Curso 2019-2020

*A mis padres, Emilio y María del Águila.
Gracias por el gran ejemplo que me habéis dado
y por inculcarme los valores de la perseverancia
y del trabajo bien hecho.*

*A mi familia y amigos, por mostrarme
siempre su cariño y apoyo.*

*A mi buen amigo y compañero
José Antonio Díaz Fraile, por su valiosa e
impagable ayuda durante gran parte de mi
etapa universitaria.*

*Y mi más sincero agradecimiento a
María del Carmen Lemos Fernández, por
tutorizar este Trabajo Fin de Grado y por su
total disponibilidad y trato cercano.*

El alumno

Índice de contenidos

Resumen	7
Introducción.....	8
1 Modelo de Malthus.....	10
2 Modelo de Verhulst	13
3 Modelo depredador-presa de Lotka y Volterra	15
3.1 Solución analítica en torno al punto de silla.....	18
3.2 Solución analítica en torno al punto vórtice	19
3.3 Solución numérica general	24
4 Modelo epidemiológico SIR de McKendrick y Kermack	31
4.1 Ajuste del modelo SIR a los datos de la pandemia del COVID-19 en China.....	34
4.1.1 Modelo SIR clásico: Susceptibles, Infectados y Eliminados	34
4.1.2 Modelo SIR extendido: Susceptibles, Infectados, Fallecidos y Altas.....	37
Conclusiones	41
Referencias.....	44
Apéndices.....	46
Apéndice A: Demostraciones analíticas	46
A.1 Resolución de la ecuación (1.4).....	46
A.2 Demostración de la ecuación (2.2)	46
A.3 Demostración de la ecuación (3.7)	47
A.4 Resolución de la ecuación (3.17)	48
A.5 Resolución de la ecuación (3.18)	49
A.6 Demostración de las ecuaciones (3.19), (3.20), (3.21), (3.22) y (3.23).....	49
A.7 Demostración de la ecuación (3.26)	51
A.8 Demostración de la expresión (3.28)	51
A.9 Función W de Lambert en \mathbb{R}	52
A.10 Integración de la ecuación (3.31) en un entorno próximo al punto vórtice	53

Apéndice B: Rutinas en MATLAB® R2017a.....	56
B.1 Figura 1.1	56
B.2 Figura 1.2	56
B.3 Figura 2.1	56
B.4 Figura 3.1	57
B.5 Figura 3.2	57
B.6 Figura 3.3	58
B.7 Figura 3.4	60
B.8 Figura 3.5	63
B.9 Figura 4.1	64
B.10 Figuras 4.2 y 4.3	65
B.11 Figura I.....	69
B.12 Figura II.....	69

Resumen

El presente Trabajo Fin de Grado es una introducción al modelo depredador-presa, también conocido como modelo de Lotka-Volterra, del cual se hace un estudio numérico y analítico alrededor de sus puntos de equilibrio. Como aplicación, se ajusta este modelo a los datos registrados en China sobre la actual pandemia del COVID-19 (modelo epidemiológico SIR). Todos los cálculos, simulaciones y figuras recogidos en esta memoria han sido realizados por el alumno con el software MATLAB® (versión R2017a).

Como se verá más adelante, dichas simulaciones explican cualitativamente bien el comportamiento periódico y desfasado en el tiempo de las poblaciones presa y depredadora, debido a su mutua interacción, así como el comportamiento de las poblaciones de individuos infectados, fallecidos y dados de alta en China a causa de la pandemia del COVID-19.

Abstract

The present dissertation is an introduction to the model predator-prey, also known as the Lotka-Volterra model, of which a numeric and analytic study is made around its balance points. This model is adjusted to the data registered in China of the current COVID-19 pandemic (epidemiologic model SIR). All the calculations, simulations and figures collected in this work have been processed by the student with the software MATLAB® (version R2017a).

As it will be shown, these simulations explain well qualitatively the periodic and the out of phase behaviour of those prey and predator populations, due to their mutual interaction, as well as the behaviour of the population of the infected, deceased and discharged in China as a result of the COVID-19 pandemic.

Introducción

La dinámica de poblaciones es un área de la matemática que estudia cómo evoluciona el número de constituyentes de un conjunto a lo largo del tiempo; por ejemplo, los individuos de una especie biológica en unas determinadas condiciones. Además de tener grandes aplicaciones en el ámbito de la biología, cabe señalar que esta disciplina es muy utilizada también en otras materias como la economía y la demografía, entre otras.

Para el estudio de muchos fenómenos, la dinámica de poblaciones se vale de *modelos matemáticos diferenciales*, que son aquellos que se describen mediante ecuaciones diferenciales⁽¹⁾. En la literatura podemos encontrar muchos de estos modelos, pero en esta memoria nos vamos a centrar en hacer una introducción al *modelo depredador-presa* (o también llamado *modelo de Lotka-Volterra*) formulado por los matemáticos A. J. Lotka y V. Volterra durante la primera mitad de la década de 1920.



ALFRED JAMES LOTKA
(1880-1949)



VITO VOLTERRA
(1860-1940)

⁽¹⁾ Tarasiévich, 2004.

^(*) Las imágenes que aparecen en esta página han sido extraídas de la primera referencia bibliográfica (Bacaër, 2011).

Este modelo es muy utilizado en el campo de la ecología para estudiar la interacción entre dos especies biológicas cuando una se alimenta de la otra, presentando ambas una evolución periódica en el tiempo.

El primero en proponer las ecuaciones que describen el modelo depredador-presa fue Lotka en 1920, aunque en un contexto bastante diferente. Él obtuvo estas ecuaciones en sus estudios sobre reacciones químicas en los que observó que algunas de ellas presentaban un comportamiento oscilatorio en el tiempo. Pero, no fue hasta 1925 cuando Lotka definió la interacción depredador-presa de dos especies que conviven⁽²⁾.

Un año más tarde, en 1926, Volterra llegaría de forma independiente a la misma conclusión que Lotka tras analizar los datos sobre la pesca en el norte del Mar Adriático que su yerno, Umberto D’Ancona (1896-1964), había recogido durante los años de la Primera Guerra Mundial⁽³⁾.

El modelo de Lotka-Volterra también se puede emplear para predecir y explicar el comportamiento cualitativo de epidemias como la que ocurrió entre 2003 y 2004 en Hong-Kong (China) a causa del coronavirus SARS-CoV⁽⁴⁾ del cual proviene la mutación SARS-CoV-2 (más conocido como COVID-19), que ha causado la pandemia que actualmente estamos padeciendo y que analizaremos en la sección cuarta de esta memoria.

Antes de abordar el modelo depredador-presa y de ahondarnos en su formalismo matemático, hablaremos brevemente de otros dos modelos claves en la historia de la dinámica de poblaciones: el modelo basado en la concepción social de T. R. Malthus, de 1798; y el modelo propuesto por P. F. Verhulst en 1838. Como veremos, el modelo de Lotka-Volterra se construye utilizando algunas de las premisas de estos dos modelos.

⁽²⁾ Lotka, 1925; Bacaër, 2011.

⁽³⁾ Volterra, 1926.

⁽⁴⁾ Small, 2012.

1 Modelo de Malthus

En 1798, el economista y sacerdote anglicano Thomas Robert Malthus (1766-1834) observó que, en los últimos veinticinco años, el número de habitantes se había duplicado en los Estados Unidos de América, donde los medios de subsistencia eran abundantes. Por tanto, Malthus postuló que una población cualquiera se duplica cada veinticinco años en ausencia de obstáculos, creciendo así en progresión geométrica⁽⁵⁾:

$$N(\tau) = N_0 2^\tau \quad (1.1)$$

siendo N el número de individuos de la población en cualquier instante de tiempo y N_0 el número de ellos en el instante inicial. La variable $\tau \in \mathbb{N}$ denota el número de veces que se duplica la población. Teniendo en cuenta que la función exponencial es la inversa de la función logaritmo natural y viceversa, vamos a operar en la ecuación (1.1) del siguiente modo:

$$N(\tau) = N_0 2^\tau = N_0 e^{\ln 2^\tau} = N_0 e^{\tau \ln 2}$$

Si definimos la variable τ como el cociente entre el tiempo total transcurrido y el tiempo transcurrido en una duplicación,

$$\tau = \frac{t}{25}$$

podemos expresar la ecuación (1.1) en función del tiempo:

$$N(t) = N_0 e^{\frac{\ln 2}{25} t} \quad (1.2)$$

Malthus expuso la idea de que el crecimiento de la población era mayor que la capacidad de la tierra para producir alimentos y, por ello, supuso que el número de individuos y de recursos solo se duplican simultáneamente durante los primeros veinticinco años. Después, los medios de subsistencia registrarían aumentos equivalentes cada veinticinco años, creciendo así en progresión aritmética:

$$A(t) = A_0 \left(1 + \frac{t}{25}\right) \quad (1.3)$$

⁽⁵⁾ Malthus, 1798/2016.

A indica la cantidad de alimento disponible en un instante dado y A_0 es la cantidad de alimento en el instante inicial.

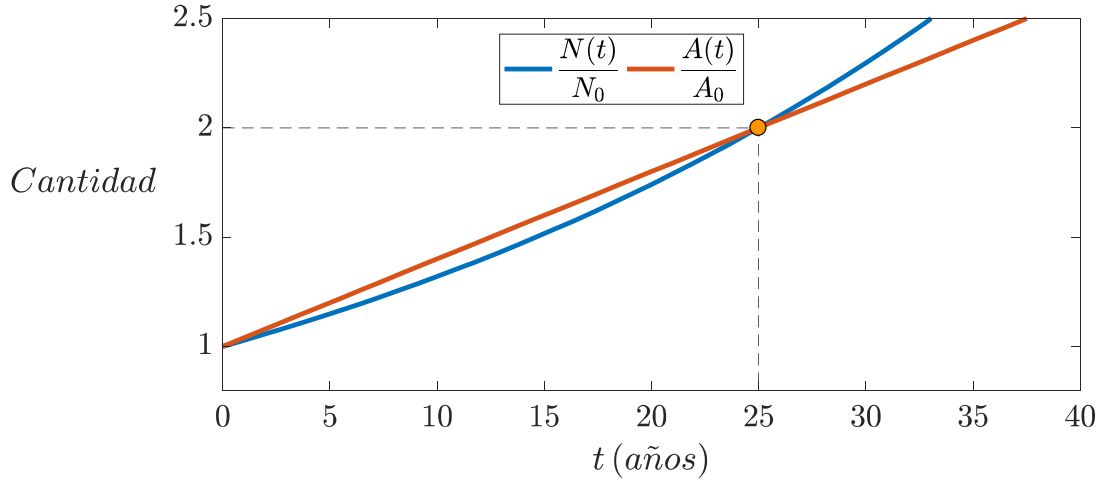


Figura 1.1. Evolución temporal de la cantidad de individuos N y de alimento A relativos al instante inicial, de acuerdo con la hipótesis de Malthus. A los veinticinco años se produciría la catástrofe malthusiana.

Malthus pretendió demostrar con estos argumentos que, en ausencia de obstáculos, la humanidad nunca llegaría a alcanzar la perfección puesto que, transcurridos veinticinco años, la cantidad de alimento por persona sería cada vez más insuficiente, lo que se conoce como *catástrofe malthusiana* (ver figura 1.1). Esta circunstancia haría muy difícil que los miembros de la sociedad tuvieran una vida de reposo, felicidad y sin preocupación por proveerse de los medios necesarios para su subsistencia.

A priori, no hay razón para no poder considerar la variación temporal en el número de individuos como infinitesimal, de manera que la ecuación (1.2) se puede obtener a partir de la siguiente ecuación diferencial⁽⁶⁾:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (1.4)$$

donde r es la *tasa per cápita neta de crecimiento* de la población, que en el caso particular descrito por Malthus toma el valor $\frac{\ln 2}{25} \text{ a}^{-1}$.

⁽⁶⁾ La resolución de la ecuación (1.4) se encuentra en el apéndice A.1.

La tasa per cápita neta de crecimiento, a su vez, se puede expresar como

$$r = \alpha - \beta$$

siendo α y β parámetros positivos que dan cuenta de la *tasa per cápita de crecimiento* y de la *tasa per cápita de mortalidad* de la población, respectivamente.

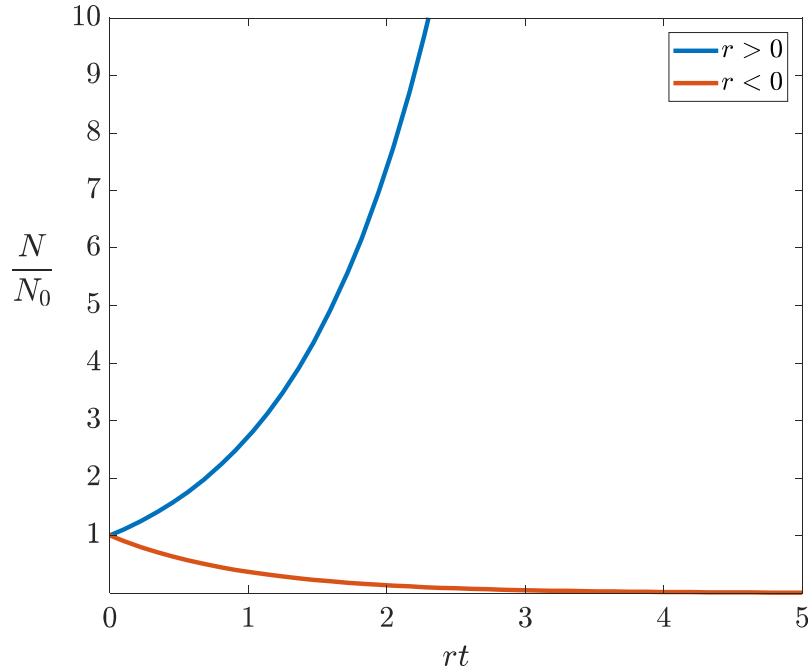


Figura 1.2. Evolución temporal del número de individuos N respecto al número inicial N_0 , cuando la tasa per cápita de crecimiento es mayor que la tasa per cápita de mortalidad de la población ($r > 0$), y cuando la tasa per cápita de crecimiento es menor que la tasa per cápita de mortalidad de la población ($r < 0$).

La ley de Malthus, dada por la ecuación (1.4), es poco veraz ya que el crecimiento de una especie no es infinito debido a diversos factores como los enemigos, las epidemias, etc. Sin embargo, sí responde a la realidad cuando la tasa per cápita de crecimiento no supera a la tasa per cápita de mortalidad ($r < 0$) ya que prevé el consiguiente decrecimiento de la población (ver figura 1.2). Cabe señalar que, cuando se da esta circunstancia, el modelo predice que la extinción de la especie se da transcurrido un tiempo infinito, pero, como el número de individuos solo puede ser natural, ha de asumirse nulo cuando no supere la unidad⁽⁷⁾.

⁽⁷⁾ Volterra, 1927.

2 Modelo de Verhulst

En 1838, el matemático belga Pierre François Verhulst (1804-1849) hizo una primera aproximación a la realidad del modelo de Malthus cuando la tasa per cápita de crecimiento de una especie es mayor que su tasa per cápita de mortalidad ($r > 0$).

Evidentemente, si la especie ocupa una región limitada, aumentará la interacción entre los individuos al mismo tiempo que aumenta la población. A priori, cada individuo puede interaccionar con los $N - 1$ individuos restantes. De esta forma, se pueden dar un total de $N(N - 1)$ contactos. Verhulst estableció que la disminución de la población en el tiempo, debida a factores tales como las enfermedades o la competición entre los individuos por los recursos, es proporcional al número total de contactos. Para $N \gg 1$ se puede hacer la aproximación⁽⁸⁾

$$N(N - 1) \approx N^2$$

Estos argumentos permiten modificar la ecuación (1.4) de la forma siguiente:

$$\frac{dN}{dt} = rN - \gamma N^2 = N(r - \gamma N) \quad (2.1)$$

donde γ es un parámetro positivo que da cuenta de la *tasa de competencia dentro de la especie*. La solución analítica de la ecuación (2.1) es⁽⁹⁾

$$N(t) = \frac{N_0 r e^{rt}}{r - \gamma N_0 (1 - e^{rt})} \quad (2.2)$$

y recibe el nombre de *función logística* o *función sigmoide*.

Si hacemos uso del desarrollo en serie de Taylor de una función de una variable $f = f(x)$ en un entorno muy próximo a $x = \tilde{x}$

$$f = f(x)|_{x=\tilde{x}} + \left. \frac{df(x)}{dx} \right|_{x=\tilde{x}} (x - \tilde{x}) + \mathcal{O}(x^2)$$

y despreciamos los términos de orden mayor que 1, la ecuación (2.2) toma la forma siguiente alrededor de $t = 0$:

⁽⁸⁾ Tarasiévich, 2004.

⁽⁹⁾ La demostración de la ecuación (2.2) se encuentra en el apéndice A.2.

$$N(t) \sim N_0 + N_0(r - \gamma N_0) t \quad (2.3)$$

Si $r - \gamma N_0 < 0$ (o lo que es lo mismo, $N_0 > \frac{r}{\gamma}$), la función $N(t)$ es decreciente y si $r - \gamma N_0 > 0$ (o lo que es lo mismo, $N_0 < \frac{r}{\gamma}$), la función $N(t)$ es creciente. Por otro lado,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = \frac{r}{\gamma}$$

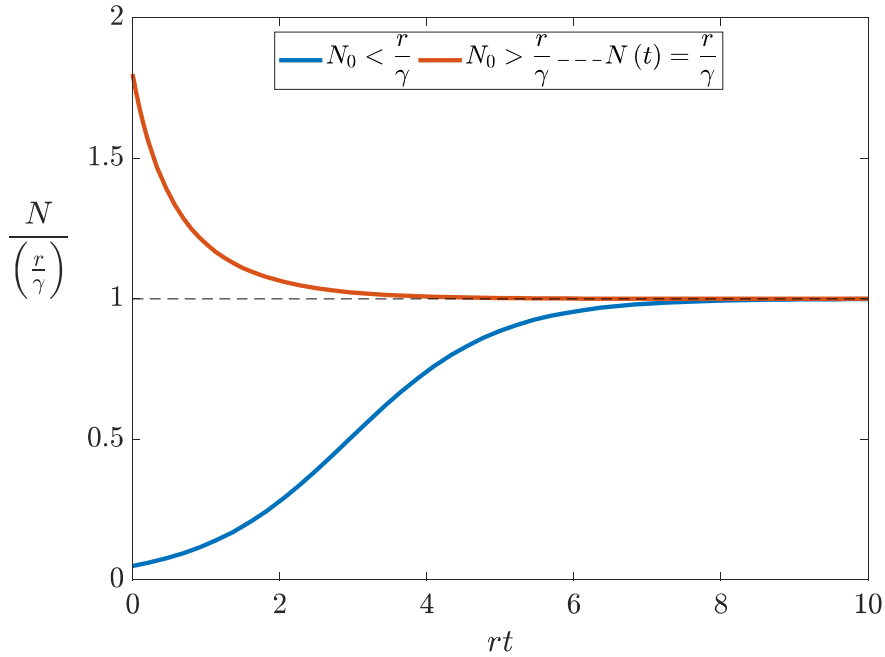


Figura 2.1. Evolución temporal del número de individuos cuando la tasa per cápita de crecimiento es mayor que la tasa per cápita de mortalidad de la especie ($r > 0$), de acuerdo con la hipótesis de Verhulst. Cuando el número inicial de individuos N_0 es menor que $\frac{r}{\gamma}$, la población crece hasta que satura al valor $\frac{r}{\gamma}$. Por otro lado, cuando $N_0 > \frac{r}{\gamma}$ la población decrece tendiendo al valor $\frac{r}{\gamma}$.

Este modelo resulta muy adecuado, por ejemplo, para estudiar el crecimiento bacteriano hasta que el número de bacterias satura a un valor constante debido a que los nutrientes se van agotando, lo cual conlleva a un posterior decrecimiento de la población⁽¹⁰⁾.

⁽¹⁰⁾ Romero Cabello, 1993/2007.

3 Modelo depredador-presa de Lotka y Volterra

Durante la Primera Guerra Mundial (1914-1918), la actividad pesquera descendió notablemente en el norte del Mar Adriático. El biólogo italiano Umberto D’Ancona (1896-1964) registró en el puerto de Rijeka⁽¹¹⁾ un aumento en el porcentaje de peces selacios —los cuales se encuentran entre los mayores depredadores marinos— y una disminución en el porcentaje de otras especies bentónicas menos voraces⁽¹²⁾.

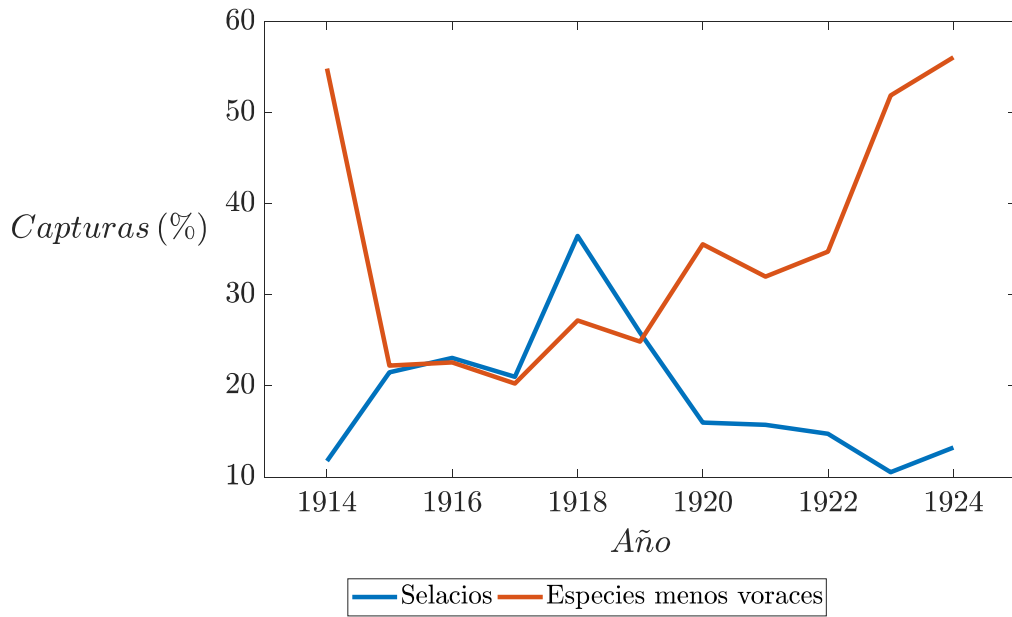


Figura 3.1. Evolución del porcentaje de capturas de especies bentónicas en el puerto de Rijeka entre 1914 y 1924⁽¹³⁾.

Para dar una explicación a este fenómeno D’Ancona acudió a su suegro, el matemático italiano Vito Volterra (1860-1940) quien comenzó por considerar dos especies: la especie S_1 constituida por N_1 individuos que cuentan con infinitos recursos, y la especie S_2 constituida por N_2 individuos que se alimentan de la especie S_1 . Si ambas especies no interaccionan, los N_1 individuos crecerán indefinidamente mientras que los

⁽¹¹⁾ Ciudad de Croacia conocida también con el nombre de *Fiume*.

⁽¹²⁾ El *bentos* es el conjunto de organismos que viven en los fondos acuáticos. (REAL ACADEMIA ESPAÑOLA: Diccionario de la lengua española, 23.^a ed., [versión 23.3 en línea]. <<https://dle.rae.es>> [14/03/2020]).

⁽¹³⁾ D’Ancona, 1926.

N_2 individuos decrecerán hasta su extinción, según predice el modelo de Malthus. Después, Volterra consideró a las dos especies homogéneamente mezcladas y, siguiendo un razonamiento análogo al de Verhulst, estableció que la variación temporal del número de individuos de ambas especies debía ser proporcional al número de contactos posibles que pueden darse entre los individuos de la especie presa S_1 y los individuos de la especie depredadora S_2 , el cual viene dado por el producto $N_1 N_2$. Esto le llevó a proponer el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - \delta_{12} N_1 N_2 = N_1 (r_1 - \delta_{12} N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = \delta_{21} N_1 N_2 - r_2 N_2 = -N_2 (r_2 - \delta_{21} N_1) \end{cases} \quad (3.1)$$

que ponen de manifiesto la disminución en el número de individuos N_1 de la especie presa S_1 cuando el número de individuos N_2 de la especie depredadora S_2 aumenta.

δ_{12} es un parámetro positivo que da cuenta de la *tasa per cápita de decrecimiento de la especie presa S_1 debido a su interacción con la especie depredadora S_2* . Asimismo, δ_{21} también es un parámetro positivo que da cuenta de la *tasa per cápita de crecimiento de la especie depredadora S_2 debido a su interacción con la especie presa S_1* . A priori, no hay razón para pensar que el decrecimiento de la especie S_1 suponga un crecimiento instantáneo de la especie S_2 y viceversa, por tanto, en general $\delta_{12} \neq \delta_{21}$ ⁽¹⁴⁾.

Un año antes, en 1925, el matemático austriaco Alfred James Lotka (1880-1949) también trató este problema y llegó a la misma conclusión que Volterra⁽¹⁵⁾. Aunque en 1920 Lotka ya había propuesto el sistema de ecuaciones (3.1) en sus estudios sobre reacciones químicas⁽¹⁶⁾, Volterra propuso este modelo depredador-presa sin tener conocimiento de los trabajos de Lotka; así lo atestiguan las cartas que ambos se

⁽¹⁴⁾ Volterra, 1926.

⁽¹⁵⁾ Lotka, 1925.

⁽¹⁶⁾ Lotka, 1920a, 1920b.

intercambiaron a finales de 1926⁽¹⁷⁾. Es por ello que las ecuaciones (3.1) reciben comúnmente el nombre de *ecuaciones de Lotka-Volterra*.

Estas ecuaciones están acopladas entre sí y no son lineales, por tanto, no podemos conocer las expresiones analíticas generales de las funciones $N_1(t)$ y $N_2(t)$. No obstante, sí podemos obtener una aproximación de dichas funciones en las cercanías de los *puntos de equilibrio* (o *puntos críticos de primera especie*) del sistema de ecuaciones (3.1), lo cual proporciona información relevante acerca del comportamiento general de $N_1(t)$ y $N_2(t)$. Los puntos de equilibrio son aquellos que cumplen que

$$\left. \frac{dN_1}{dt} \right|_{N_1=N_1^c} = 0 \quad ; \quad \left. \frac{dN_2}{dt} \right|_{N_2=N_2^c} = 0$$

Así, los puntos de equilibrio del sistema de ecuaciones (3.1) son $(0,0)$ y $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$.

Si hacemos uso del desarrollo en serie de Taylor de una función de dos variables $f = f(x, y)$ en un entorno muy próximo al punto $(x, y) = (\tilde{x}, \tilde{y})$

$$f = f(x, y)|_{x=\tilde{x}, y=\tilde{y}} + \left. \frac{\partial f(x, y)}{\partial x} \right|_{x=\tilde{x}, y=\tilde{y}} (x - \tilde{x}) + \left. \frac{\partial f(x, y)}{\partial y} \right|_{x=\tilde{x}, y=\tilde{y}} (y - \tilde{y}) + \mathcal{O}(x^2, y^2)$$

en el sistema de ecuaciones (3.1) e ignoramos los términos de orden mayor que 1, dicho sistema toma la forma siguiente alrededor del punto de equilibrio $(N_1, N_2) = (N_1^c, N_2^c)$:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (r_1 - \delta_{12}N_2^c)(N_1 - N_1^c) - \delta_{12}N_1^c(N_2 - N_2^c) \\ \frac{dN_2}{dt} = \delta_{21}N_2^c(N_1 - N_1^c) - (r_2 - \delta_{21}N_1^c)(N_2 - N_2^c) \end{cases}$$

que, reagrupando términos, se puede expresar en forma matricial:

$$\begin{pmatrix} \frac{dN_1}{dt} \\ \frac{dN_2}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_1 - \delta_{12}N_2^c & -\delta_{12}N_1^c \\ \delta_{21}N_2^c & \delta_{21}N_1^c - r_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 2\delta_{12}N_1^cN_2^c - r_1N_1^c \\ r_2N_2^c - 2\delta_{21}N_1^cN_2^c \end{pmatrix} \quad (3.2)$$

Se obtiene así un sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden, acopladas, lineales y no homogéneas, que se puede resolver analíticamente.

⁽¹⁷⁾ Israel y Millán Gasca, 2002.

3.1 Solución analítica en torno al punto de silla

En un entorno muy próximo al punto de equilibrio $(0,0)$, el sistema de ecuaciones (3.2) se reduce a dos ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden, lineales y homogéneas:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \quad (3.3)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -r_2 N_2 \quad (3.4)$$

cuyas soluciones analíticas son⁽¹⁸⁾

$$N_1(t) = N_1^0 e^{r_1 t} \quad (3.5)$$

$$N_2(t) = N_2^0 e^{-r_2 t} \quad (3.6)$$

donde los tamaños de la especie presa S_1 y de la especie depredadora S_2 en el instante inicial se denotan como N_1^0 y N_2^0 , respectivamente.

De acuerdo con las ecuaciones (3.5) y (3.6), las trayectorias en el *espacio de las fases* son hipérbolas cuyas asíntotas son $N_1 = 0$ y $N_2 = 0$ (ver figura 3.2) y la ecuación que las describe es⁽¹⁹⁾

$$N_2 = N_2^0 \left(\frac{N_1}{N_1^0} \right)^{-\frac{r_2}{r_1}} \quad (3.7)$$

Cuando las trayectorias en el espacio de las fases tienen un comportamiento hiperbólico en torno a un punto de equilibrio, se dice que éste es un *punto de silla*. Este tipo de punto es inestable, puesto que, las trayectorias divergen alrededor de él⁽²⁰⁾.

⁽¹⁸⁾ La resolución de las ecuaciones (3.3) y (3.4) es análoga a la de la ecuación (1.4) (ver apéndice A.1).

⁽¹⁹⁾ La demostración de la ecuación (3.7) se encuentra en el apéndice A.3.

⁽²⁰⁾ Samanta y Gómez Aíza, 2014.

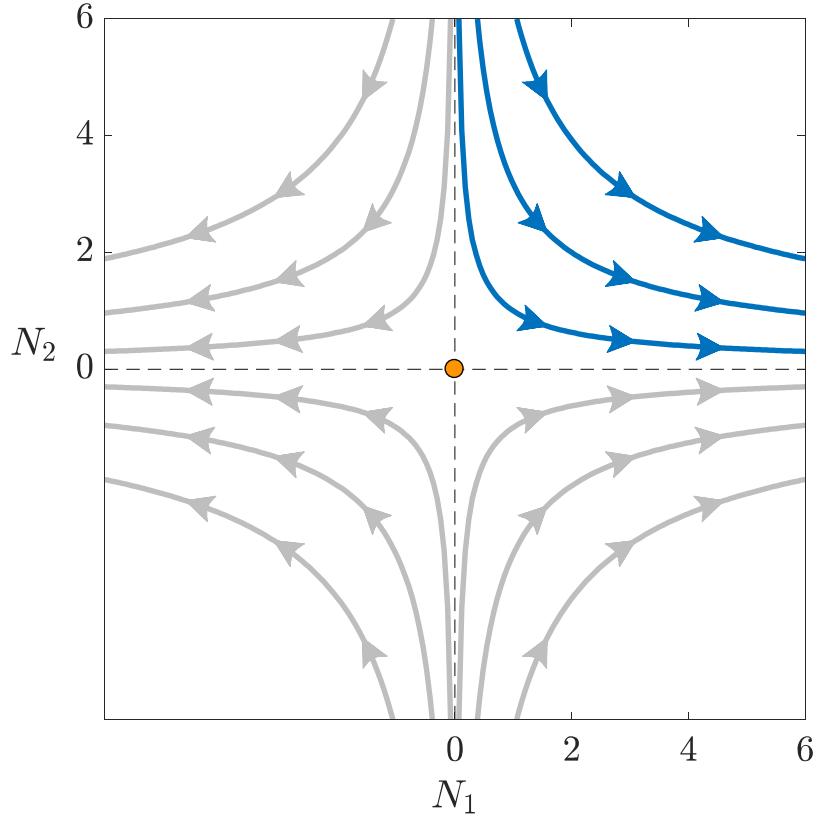


Figura 3.2. Espacio de las fases en el que se representan las trayectorias que describe el sistema de ecuaciones (3.1) en un entorno muy próximo al punto de equilibrio (0,0). Las trayectorias que ocupan el primer cuadrante (en color azul) son las que tienen sentido físico, puesto que, el número de individuos de cada población es positivo. Se observa que el número de individuos N_1 de la especie presa S_1 crece mientras que el número de individuos N_2 de la especie depredadora S_2 disminuye. En esta representación se han tomado los siguientes valores hipotéticos de los parámetros del sistema de ecuaciones (3.1): $r_1 = 0,15$; $r_2 = 0,1$.

3.2 Solución analítica en torno al punto vórtice

En un entorno muy próximo al punto de equilibrio $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$, el sistema de ecuaciones (3.2) toma la siguiente forma:

$$\begin{pmatrix} \frac{dN_1}{dt} \\ \frac{dN_2}{dt} \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} 0 & -\frac{r_2\delta_{12}}{\delta_{21}} \\ \frac{r_1\delta_{21}}{\delta_{12}} & 0 \end{pmatrix}}_{\mathcal{P}} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{r_1r_2}{\delta_{21}} \\ -\frac{r_1r_2}{\delta_{12}} \end{pmatrix} \quad (3.8)$$

Para resolver las ecuaciones (3.8) es necesario desacoplarlas transformando la *matriz de coeficientes* \mathcal{P} en una matriz diagonal.

Cuando el producto de una matriz \mathcal{A} por un vector columna $\vec{\xi}$ devuelve dicho vector multiplicado por un número λ , se dice que λ es un *valor propio* o *autovalor* de \mathcal{A} y que $\vec{\xi}$ es un *vector propio* o *autovector* de \mathcal{A} :

$$\mathcal{A}\vec{\xi} = \lambda\vec{\xi} \quad (3.9)$$

El sistema de ecuaciones algebraicas (3.9) también se puede expresar como

$$(\mathcal{A} - \lambda\mathcal{I})\vec{\xi} = \vec{0} \quad (3.10)$$

que tiene infinitas soluciones no triviales ($\vec{\xi} \neq 0$) si se cumple que

$$\det(\mathcal{A} - \lambda\mathcal{I}) = 0 \quad (3.11)$$

donde \mathcal{I} es la *matriz identidad*.

La ecuación (3.11) se denomina *ecuación secular* (o *característica*) y permite calcular los autovalores de una matriz \mathcal{A} . Asimismo, el sistema de ecuaciones (3.10) permite calcular los autovectores asociados a cada autovalor de una matriz \mathcal{A} .

Por tanto, para calcular los autovalores de \mathcal{P} hay que resolver la siguiente ecuación:

$$\det \begin{pmatrix} -\lambda & -\frac{r_2\delta_{12}}{\delta_{21}} \\ \frac{r_1\delta_{21}}{\delta_{12}} & -\lambda \end{pmatrix} = \lambda^2 + r_1r_2 = 0$$

que es cuadrática en λ y sus soluciones son

$$\lambda_1 = i\sqrt{r_1r_2} \quad ; \quad \lambda_2 = -i\sqrt{r_1r_2}$$

donde $i = \sqrt{-1}$, que es la *unidad imaginaria*.

Seguidamente, vamos a calcular los autovectores asociados a cada autovalor de \mathcal{P} .

Para el autovalor λ_1 , el sistema de ecuaciones (3.10) toma la forma siguiente:

$$\begin{pmatrix} -i\sqrt{r_1 r_2} & -\frac{r_2 \delta_{12}}{\delta_{21}} \\ \frac{r_1 \delta_{21}}{\delta_{12}} & -i\sqrt{r_1 r_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_{11} \\ \xi_{12} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (3.12)$$

donde ξ_{11} y ξ_{12} son las componentes de un autovector $\vec{\xi}_1$ asociado al autovalor λ_1 .

Un posible autovector que satisface el sistema de ecuaciones (3.12) es

$$\vec{\xi}_1 = \begin{pmatrix} \delta_{12}\sqrt{r_2} \\ -i \delta_{21}\sqrt{r_1} \end{pmatrix}$$

De forma análoga, los autovectores asociados al autovalor λ_2 cumplen que:

$$\begin{pmatrix} i\sqrt{r_1 r_2} & -\frac{r_2 \delta_{12}}{\delta_{21}} \\ \frac{r_1 \delta_{21}}{\delta_{12}} & i\sqrt{r_1 r_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_{21} \\ \xi_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (3.13)$$

donde ξ_{21} y ξ_{22} son las componentes de un autovector $\vec{\xi}_2$ asociado al autovalor λ_2 .

Un posible autovector que satisface el sistema de ecuaciones (3.13) es

$$\vec{\xi}_2 = \begin{pmatrix} \delta_{12}\sqrt{r_2} \\ i \delta_{21}\sqrt{r_1} \end{pmatrix}$$

Con los autovectores $\vec{\xi}_1$ y $\vec{\xi}_2$ procedemos a construir la siguiente matriz:

$$\mathcal{T} = (\vec{\xi}_1, \vec{\xi}_2) = \begin{pmatrix} \delta_{12}\sqrt{r_2} & \delta_{12}\sqrt{r_2} \\ -i \delta_{21}\sqrt{r_1} & i \delta_{21}\sqrt{r_1} \end{pmatrix}$$

que recibe el nombre de *matriz de cambio de base* porque, para resolver el sistema de ecuaciones (3.8) es necesario desacoplarlo haciendo el siguiente cambio de base:

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} = \mathcal{T} \begin{pmatrix} \tilde{N}_1 \\ \tilde{N}_2 \end{pmatrix} \quad (3.14)$$

Si multiplicamos el sistema de ecuaciones (3.8) por la inversa de la matriz de cambio de base \mathcal{T}^{-1} y sustituimos en él la ecuación (3.14), obtenemos lo siguiente:

$$\mathcal{T}^{-1} \mathcal{T} \begin{pmatrix} \frac{d\tilde{N}_1}{dt} \\ \frac{d\tilde{N}_2}{dt} \end{pmatrix} = \mathcal{T}^{-1} \begin{pmatrix} 0 & -\frac{r_2 \delta_{12}}{\delta_{21}} \\ \frac{r_1 \delta_{21}}{\delta_{12}} & 0 \end{pmatrix} \mathcal{T} \begin{pmatrix} \tilde{N}_1 \\ \tilde{N}_2 \end{pmatrix} + \mathcal{T}^{-1} \begin{pmatrix} \frac{r_1 r_2}{\delta_{21}} \\ -\frac{r_1 r_2}{\delta_{12}} \end{pmatrix} \quad (3.15)$$

Llegados a este punto, es importante notar que los autovectores $\vec{\xi}_1$ y $\vec{\xi}_2$ deben ser linealmente independientes para que exista \mathcal{T}^{-1} .

Como sabemos, la inversa de una matriz \mathcal{A} se define como el cociente entre su adjunto traspuesto y su determinante:

$$\mathcal{A}^{-1} = \frac{(\text{Adj}(\mathcal{A}))^t}{\det(\mathcal{A})} \quad (3.16)$$

Haciendo uso de este teorema, la matriz inversa de \mathcal{T} es:

$$\mathcal{T}^{-1} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} \frac{1}{\delta_{12}\sqrt{r_2}} & \frac{i}{\delta_{21}\sqrt{r_1}} \\ \frac{1}{\delta_{12}\sqrt{r_2}} & -\frac{i}{\delta_{21}\sqrt{r_1}} \end{pmatrix}$$

Sustituyendo en el sistema de ecuaciones (3.15), se obtienen dos ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden, lineales y no homogéneas:

$$\frac{d\tilde{N}_1}{dt} = i\sqrt{r_1 r_2} \tilde{N}_1 + \frac{1}{2\delta_{12}\delta_{21}} (r_1\sqrt{r_2} - i r_2\sqrt{r_1}) \quad (3.17)$$

$$\frac{d\tilde{N}_2}{dt} = -i\sqrt{r_1 r_2} \tilde{N}_2 + \frac{1}{2\delta_{12}\delta_{21}} (r_1\sqrt{r_2} + i r_2\sqrt{r_1}) \quad (3.18)$$

En los apéndices A.4 y A.5 se resuelven estas ecuaciones y se demuestra que, a partir de sus soluciones, se puede obtener la solución analítica del sistema de ecuaciones (3.8) que viene dada por⁽²¹⁾:

$$N_1(t) = a \cos(\sqrt{r_1 r_2} t + \phi) + \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad (3.19)$$

$$N_2(t) = b \sin(\sqrt{r_1 r_2} t + \phi) + \frac{r_1}{\delta_{12}} \quad (3.20)$$

donde la frecuencia angular (o pulsación) es $\omega = \sqrt{r_1 r_2}$ y

$$a = \sqrt{\left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}}\right)^2 + \frac{\delta_{12}^2 r_2}{\delta_{21}^2 r_1} \left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)^2} \quad (3.21)$$

⁽²¹⁾ La demostración de las ecuaciones (3.19), (3.20), (3.21), (3.22) y (3.23) se encuentra en el apéndice A.6.

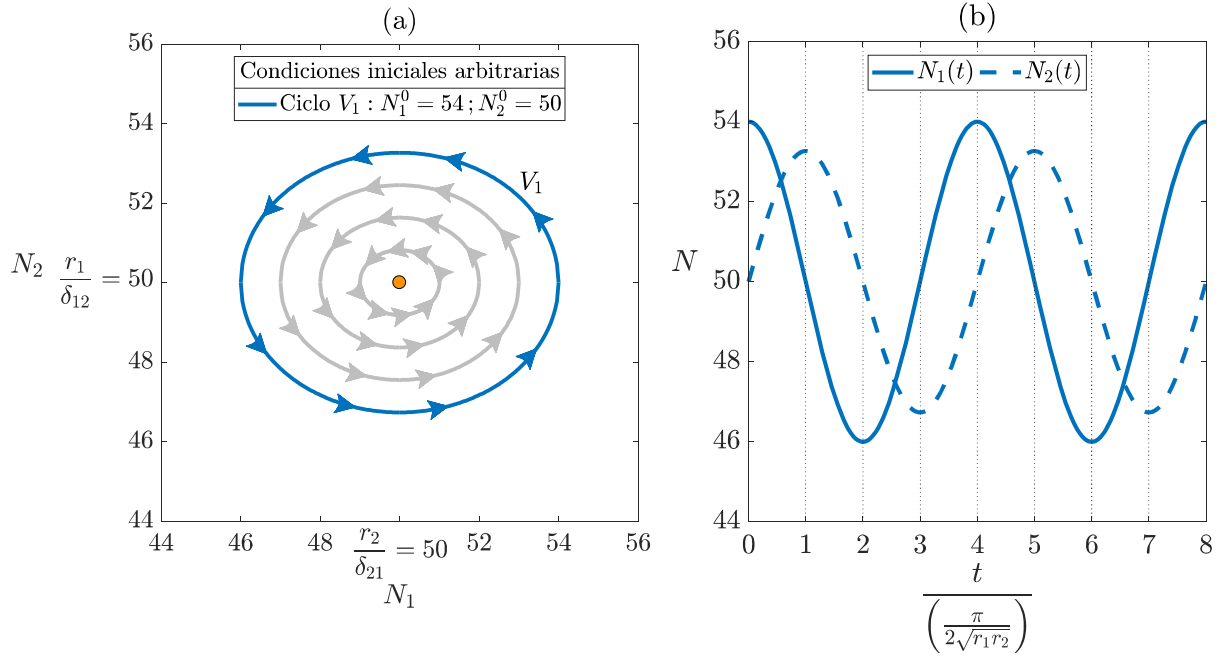


Figura 3.3. (a) Trayectorias en el espacio de las fases descritas por el sistema de ecuaciones (3.1). (b) Pequeñas fluctuaciones en el tiempo en el ciclo V_1 : el número de individuos N_1 de la especie presa S_1 fluctúa alrededor de su valor medio $\frac{r_2}{\delta_{21}}$ y el número de individuos N_2 de la especie depredadora S_2 fluctúa alrededor de su valor medio $\frac{r_1}{\delta_{12}}$. Se han tomado los siguientes valores hipotéticos para los parámetros del sistema de ecuaciones (3.1): $r_1 = 0,15$; $\delta_{12} = 3 \cdot 10^{-3}$; $r_2 = 0,1$; $\delta_{21} = 2 \cdot 10^{-3}$.

$$b = \frac{\delta_{21}}{\delta_{12}} \sqrt{\frac{r_1}{r_2}} a \quad (3.22)$$

$$\phi = \arctan \left(\frac{\delta_{12}}{\delta_{21}} \sqrt{\frac{r_2}{r_1}} \frac{\left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)}{\left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}}\right)} \right) \quad (3.23)$$

donde N_1^0 y N_2^0 son los valores de N_1 y N_2 en el instante inicial ($t = 0$).

Las funciones (3.19) y (3.20) son periódicas (ver figura 3.3.(b)) y su período vale

$$T = \frac{2\pi}{\omega} = \frac{2\pi}{\sqrt{r_1 r_2}} \quad (3.24)$$

Como el desfase angular entre ellas es $\Delta\phi = \frac{\pi}{2}$ radianes, el desfase temporal es

$$\Delta t = \frac{\Delta\phi}{\omega} = \frac{\pi}{2\sqrt{r_1 r_2}} \quad (3.25)$$

De las ecuaciones (3.19) y (3.20) se deduce que las trayectorias en el espacio de las fases son elipses (ver figura 3.3.(a)) descritas por la siguiente ecuación⁽²²⁾:

$$\frac{1}{a^2} \left(N_1 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \right)^2 + \frac{1}{b^2} \left(N_2 - \frac{r_1}{\delta_{12}} \right)^2 = 1 \quad (3.26)$$

Cuando las trayectorias en el espacio de las fases son curvas cerradas alrededor del punto de equilibrio, se dice que es un *punto vórtice* o *centro*. Este tipo de punto es estable⁽²³⁾.

3.3 Solución numérica general

Del estudio analítico en un entorno muy próximo a los puntos de equilibrio del sistema de ecuaciones (3.1), hemos deducido que las trayectorias de interés en el espacio de las fases son ciclos recorridos en sentido antihorario que se encuentran restringidos en el primer cuadrante⁽²⁴⁾.

En esta sección vamos a ocuparnos de estudiar el comportamiento general de las funciones $N_1(t)$ y $N_2(t)$. Como se adelantó en la introducción de la sección 3, no es posible obtener expresiones analíticas generales de las funciones $N_1(t)$ y $N_2(t)$ y, por ello, es necesario recurrir a métodos numéricos para la integración del sistema de ecuaciones (3.1) cuando la condición inicial (N_1^0, N_2^0) está significativamente lejos de los puntos de equilibrio.

En la figura 3.4.(a) podemos observar que, cuanto más se alejan las coordenadas (N_1, N_2) del punto de equilibrio $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}} \right)$, las trayectorias en el espacio de las fases continúan siendo curvas cerradas y, por tanto, las evoluciones temporales de las especies S_1 (presa) y S_2 (depredadora) siguen manteniendo un carácter periódico, aunque, cada vez menos sinusoidal. Esto hace que las trayectorias en el espacio de las fases vayan dejando de ser elípticas.

⁽²²⁾ La demostración de la ecuación (3.26) se encuentra en el apéndice A.7.

⁽²³⁾ Samanta y Gómez Aíza, 2014.

⁽²⁴⁾ Lotka, 1920b, 1925; Volterra, 1926.

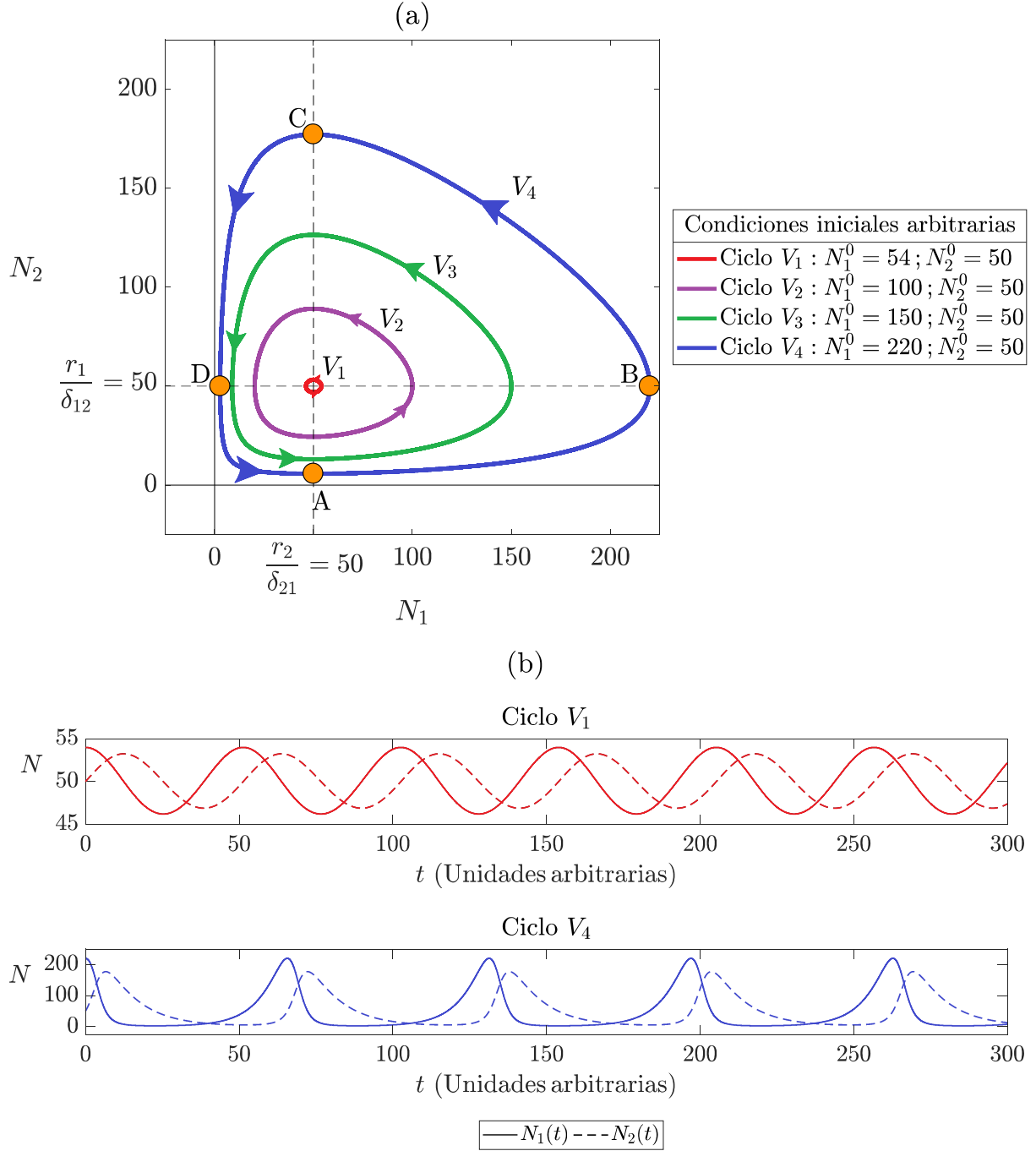


Figura 3.4. (a) Trayectorias en el espacio de las fases descritas por el sistema de ecuaciones (3.1). (b) Fluctuaciones en el tiempo en los ciclos V_1 y V_4 : el número de individuos N_1 de la especie presa S_1 fluctúa alrededor de su valor medio $\frac{r_2}{\delta_{21}}$ y el número de individuos N_2 de la especie depredadora S_2 fluctúa alrededor de su valor medio $\frac{r_1}{\delta_{12}}$.

Para la integración del sistema de ecuaciones (3.1) se ha utilizado el método de Runge-Kutta de cuarto orden (algoritmo `ode45` de MATLAB®) con los siguientes valores hipotéticos para los parámetros: $r_1 = 0,15$; $\delta_{12} = 3 \cdot 10^{-3}$; $r_2 = 0,1$; $\delta_{21} = 2 \cdot 10^{-3}$.

Además, se observa claramente un aumento del período de las funciones $N_1(t)$ y $N_2(t)$ así como del tiempo entre un mínimo de $N_1(t)$ y un mínimo de $N_2(t)$. Por otra parte, el tiempo entre un máximo de $N_1(t)$ y un máximo de $N_2(t)$ es cada vez menor (ver figura 3.4.(b))⁽²⁵⁾. De este modo, el desfase temporal deja de ser igual para todos los puntos de ambas funciones. A continuación, vamos a analizar estos efectos.

Dividiendo las ecuaciones (3.1) se obtiene la siguiente ecuación diferencial exacta

$$\frac{dN_1}{dN_2} = -\frac{N_1(r_1 - \delta_{12}N_2)}{N_2(r_2 - \delta_{21}N_1)} \quad (3.27)$$

que se puede integrar separando variables, obteniendo así una familia de trayectorias en el espacio de las fases dada por⁽²⁶⁾

$$V = \delta_{21}N_1 + \delta_{12}N_2 + \ln\left(\left(\frac{\delta_{12}e}{r_1}N_2\right)^{-r_1}\left(\frac{\delta_{21}e}{r_2}N_1\right)^{-r_2}\right) \quad (3.28)$$

Esta función vale cero en el punto de equilibrio $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$, toma valores positivos para el resto de coordenadas (N_1, N_2) y se mantiene constante en todos los puntos de una misma trayectoria⁽²⁷⁾.

Si aplicamos el antilogaritmo natural a la ecuación (3.28), se obtiene que

$$C = \left(\frac{\delta_{21}e}{r_2}N_1\right)^{r_2} e^{-\delta_{21}N_1} \left(\frac{\delta_{12}e}{r_1}N_2\right)^{r_1} e^{-\delta_{12}N_2}$$

donde $C = e^{-V}$.

De esta manera, podemos definir una nueva variable η como

$$\eta = \left(\frac{\delta_{21}e}{r_2}N_1\right)^{r_2} e^{-\delta_{21}N_1} = C \left(\frac{\delta_{12}e}{r_1}N_2\right)^{-r_1} e^{\delta_{12}N_2} \quad (3.29)$$

de la que podemos calcular su logaritmo natural

$$\ln \eta = r_2 \log\left(\frac{\delta_{21}e}{r_2}N_1\right) - \delta_{21}N_1 \quad (3.30)$$

⁽²⁵⁾ Volterra, 1926.

⁽²⁶⁾ La demostración de la ecuación (3.28) se encuentra en el apéndice A.8.

⁽²⁷⁾ Lotka, 1925.

Seguidamente, vamos a calcular la derivada temporal de la ecuación (3.30):

$$\frac{d \ln \eta}{dt} = \frac{1}{\eta} \frac{d\eta}{dt} = \left(\frac{r_2}{N_1} - \delta_{21} \right) \frac{dN_1}{dt}$$

Si sustituimos $\frac{dN_1}{dt}$ por el valor que establece el sistema de ecuaciones (3.1), obtenemos que

$$dt = \frac{d\eta}{\eta(r_2 - \delta_{21}N_1)(r_1 - \delta_{12}N_2)} \quad (3.31)$$

El siguiente paso es expresar las variables N_1 y N_2 en función de η . Para ello, despejemos en la ecuación (3.29) haciendo uso de la *función W de Lambert* (ver apéndice A.9):

$$N_1 = -\frac{r_2}{\delta_{21}} W\left(-\frac{1}{e} \eta^{\frac{1}{r_2}}\right) \quad ; \quad N_2 = -\frac{r_1}{\delta_{12}} W\left(-\frac{1}{e} \left(\frac{C}{\eta}\right)^{\frac{1}{r_1}}\right) \quad (3.32)$$

Sustituyendo en la ecuación (3.31) e integrando, se obtiene que:

$$\Delta t = \frac{1}{r_1 r_2} \int \frac{d\eta}{\eta \left(1 + W\left(-\frac{1}{e} \eta^{\frac{1}{r_2}}\right)\right) \left(1 + W\left(-\frac{1}{e} \left(\frac{C}{\eta}\right)^{\frac{1}{r_1}}\right)\right)} \quad (3.33)$$

La ecuación (3.33) nos permite calcular el intervalo de tiempo en los procesos $A \rightarrow B$, $B \rightarrow C$, $C \rightarrow D$ y $D \rightarrow A$ de una trayectoria en el espacio de las fases (ver figura 3.4.(a)). Sin embargo, como la función W de Lambert es multivaluada, el integrando de (3.33) cambia según el tramo en el que queramos calcular la integral.

En la figura 3.4.(a), el punto A se encuentra en $N_1^A = \frac{r_2}{\delta_{21}}$ y en $N_2^A < \frac{r_1}{\delta_{12}}$. De acuerdo con las ecuaciones (3.32) y teniendo en cuenta que $W\left(-\frac{1}{e}\right) = -1$, $\eta = 1$ y

$$N_2^A = -\frac{r_1}{\delta_{12}} W\left(-\frac{1}{e} C^{\frac{1}{r_1}}\right) \quad (3.34)$$

Como el argumento de la función W de Lambert en la ecuación (3.34) es un número negativo, el valor que devuelve dicha función también es un número negativo cuyo valor absoluto debe ser menor que 1 para que se cumpla $N_2^A < \frac{r_1}{\delta_{12}}$. Por tanto,

$$N_1^A = \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad ; \quad N_2^A = -\frac{r_1}{\delta_{12}} W_0 \left(-\frac{1}{e} C^{\frac{1}{r_1}} \right)$$

Por otra parte, el punto B se encuentra en $N_1^B > \frac{r_2}{\delta_{21}}$ y en $N_2^B = \frac{r_1}{\delta_{12}}$. De acuerdo con las ecuaciones (3.32) y teniendo en cuenta que $W \left(-\frac{1}{e} \right) = -1$, $\eta = C$ y

$$N_1^B = -\frac{r_2}{\delta_{21}} W \left(-\frac{1}{e} C^{\frac{1}{r_2}} \right) \quad (3.35)$$

Como el argumento de la función W de Lambert en la ecuación (3.35) es un número negativo, el valor que devuelve dicha función también es un número negativo cuyo valor absoluto debe ser mayor que 1 para que se cumpla $N_1^B > \frac{r_2}{\delta_{21}}$. Por tanto,

$$N_1^B = -\frac{r_2}{\delta_{21}} W_{-1} \left(-\frac{1}{e} C^{\frac{1}{r_2}} \right) \quad ; \quad N_2^B = \frac{r_1}{\delta_{12}}$$

Siguiendo un razonamiento análogo, el punto C se encuentra en las coordenadas

$$N_1^C = \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad ; \quad N_2^C = -\frac{r_1}{\delta_{12}} W_{-1} \left(-\frac{1}{e} C^{\frac{1}{r_1}} \right)$$

y el punto D en

$$N_1^D = -\frac{r_2}{\delta_{21}} W_0 \left(-\frac{1}{e} C^{\frac{1}{r_2}} \right) \quad ; \quad N_2^D = \frac{r_1}{\delta_{12}}$$

Así, la ecuación (3.33) se expresa en cada proceso del ciclo de la forma siguiente:

$$\Delta t_{A \rightarrow B} = \frac{1}{r_1 r_2} \int_1^C \frac{d\eta}{\eta \left(1 + W_{-1} \left(-\frac{1}{e} \eta^{\frac{1}{r_2}} \right) \right) \left(1 + W_0 \left(-\frac{1}{e} \left(\frac{C}{\eta} \right)^{\frac{1}{r_1}} \right) \right)} \quad (3.36)$$

$$\Delta t_{B \rightarrow C} = \frac{1}{r_1 r_2} \int_C^1 \frac{d\eta}{\eta \left(1 + W_{-1} \left(-\frac{1}{e} \eta^{\frac{1}{r_2}} \right) \right) \left(1 + W_{-1} \left(-\frac{1}{e} \left(\frac{C}{\eta} \right)^{\frac{1}{r_1}} \right) \right)} \quad (3.37)$$

$$\Delta t_{C \rightarrow D} = \frac{1}{r_1 r_2} \int_1^C \frac{d\eta}{\eta \left(1 + W_0 \left(-\frac{1}{e} \eta^{\frac{1}{r_2}} \right) \right) \left(1 + W_{-1} \left(-\frac{1}{e} \left(\frac{C}{\eta} \right)^{\frac{1}{r_1}} \right) \right)} \quad (3.38)$$

$$\Delta t_{D \rightarrow A} = \frac{1}{r_1 r_2} \int_C^1 \frac{d\eta}{\eta \left(1 + W_0 \left(-\frac{1}{e} \eta^{\frac{1}{r_2}} \right) \right) \left(1 + W_0 \left(-\frac{1}{e} \left(\frac{C}{\eta} \right)^{\frac{1}{r_1}} \right) \right)} \quad (3.39)$$

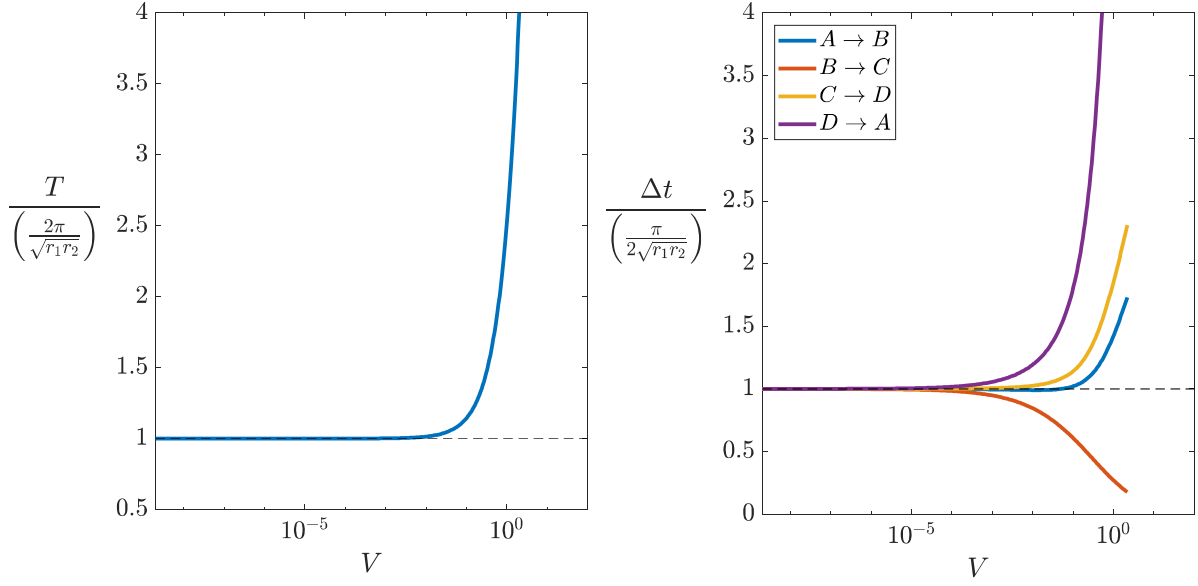


Figura 3.5. Para trayectorias de fase muy próximas al punto vórtice $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$, el período T vale $\frac{2\pi}{\sqrt{r_1 r_2}}$ y los intervalos de tiempo Δt de los procesos $A \rightarrow B$, $B \rightarrow C$, $C \rightarrow D$ y $D \rightarrow A$ (ver figura 3.4.(a)) valen $\frac{\pi}{2\sqrt{r_1 r_2}}$. Estos resultados dejan de ser válidos para trayectorias suficientemente lejanas de este punto de equilibrio⁽²⁸⁾. Nótese que las gráficas son semilogarítmicas ya que la escala del eje de abscisas es logarítmica. La integración de las ecuaciones (3.36), (3.37), (3.38) y (3.39) se ha realizado mediante la función integral de MATLAB® con los siguientes valores hipotéticos para los parámetros: $r_1 = 0,15$; $\delta_{12} = 3 \cdot 10^{-3}$; $r_2 = 0,1$; $\delta_{21} = 2 \cdot 10^{-3}$.

Puesto que la rama W_0 de la función W de Lambert en ambos factores del denominador maximiza el integrando de la ecuación (3.33) y la rama W_{-1} en ambos factores del denominador minimiza el integrando de la ecuación (3.33), el proceso $D \rightarrow A$ es el que más tarda en completarse y el proceso $B \rightarrow C$ es el que tiene menos duración. Esto permite deducir que el proceso $A \rightarrow B$ es más rápido que el proceso $C \rightarrow D$. Por tanto, se cumple que $\Delta t_{B \rightarrow C} < \Delta t_{A \rightarrow B} < \Delta t_{C \rightarrow D} < \Delta t_{D \rightarrow A}$ (ver figura 3.5).

⁽²⁸⁾ Estos resultados se demuestran en el apéndice A.10.

El intervalo de tiempo Δt_{B-C} es el desfase temporal entre los máximos de las funciones $N_1(t)$ y $N_2(t)$ y el intervalo de tiempo Δt_{D-A} es el desfase temporal entre los mínimos de dichas funciones (ver figura 3.4).

Evidentemente, el período de un ciclo en el espacio de las fases viene dado por

$$T = \Delta t_{A-B} + \Delta t_{B-C} + \Delta t_{C-D} + \Delta t_{D-A} \quad (3.40)$$

Durante la década de 1930 tuvieron lugar los primeros estudios experimentales para corroborar el modelo depredador-presa de Lotka y Volterra⁽²⁹⁾ que, a pesar del paso de los años, continúa siendo muy utilizado en materias como la ecología, aunque dentro de un rango intermedio, puesto que puede conducir a resultados matemáticamente válidos y, a su vez, carentes de sentido físico al no presentar un límite de existencia de trayectorias en el espacio de las fases. Esto se ve claramente en la figura 3.5: para trayectorias de fase muy lejanas del punto vórtice $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$, el intervalo de tiempo del proceso $B \rightarrow C$ tiende a cero, mientras que los intervalos de tiempo de los procesos $A \rightarrow B$, $C \rightarrow D$ y $D \rightarrow A$ tienden a infinito, lo cual se traduce en que la especie depredadora se extingue y la especie presa crece indefinidamente.

Por otra parte, este modelo es muy susceptible ya que si el número de individuos de una de las especies varía bruscamente, el carácter de las oscilaciones cambia y el sistema pasa de una trayectoria de fase a otra⁽³⁰⁾.

⁽²⁹⁾ Israel y Millán Gasca, 2002.

⁽³⁰⁾ Tarasiévich, 2004.

4 Modelo epidemiológico SIR de McKendrick y Kermack

En 1927, el médico escocés Anderson Gray McKendrick (1876-1946) y el bioquímico William Ogilvy Kermack (1898-1970), también escocés, propusieron un modelo para estudiar las enfermedades epidémicas.

Dado que una epidemia evoluciona de forma relativamente rápida, este modelo no considera los nacimientos que durante este tiempo pudieran darse ni tampoco las muertes provocadas por otras causas. Generalmente, los procesos migratorios ante una epidemia son restringidos por las autoridades gubernamentales, por ello, tampoco son tenidos en cuenta. Estas hipótesis imponen que la población total afectada por una enfermedad epidémica sea cerrada y, por tanto, que el número de individuos que la constituyen (N) se mantenga constante en el tiempo⁽³¹⁾.

Consecuentemente, el número de *individuos susceptibles* de contraer la enfermedad (S) únicamente puede disminuir debido al contacto con los individuos que ya han sido contagiados. Esta interacción implica, evidentemente, que el número de *individuos infectados* (I) debe aumentar. Suponiendo que la población está homogéneamente mezclada, la variación temporal del número de individuos susceptibles de contraer la enfermedad y del número de individuos infectados debe ser proporcional al número de contactos posibles que pueden darse entre ambos conjuntos de la población, el cual viene dado por el producto SI .

Por otra parte, el número de individuos infectados también disminuye a medida que estos mueren o superan la enfermedad, pasando a ser inmunes a ésta⁽³²⁾; de este modo se constituye el grupo de *individuos eliminados* (R) de la interacción susceptible-infectado.

⁽³¹⁾ Sánchez Garduño et al. (2002).

⁽³²⁾ Small, 2012.

Basándose en estas premisas, McKendrick y Kermack propusieron el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales⁽³³⁾:

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\delta SI & (4.1.a) \\ \frac{dI}{dt} = \delta SI - rI & (4.1.b) \\ \frac{dR}{dt} = rI & (4.1.c) \end{cases}$$

donde el tamaño de la población total afectada por la enfermedad (N) viene dado por

$$N = S(t) + I(t) + R(t)$$

Las ecuaciones (4.1) reciben el nombre de *modelo epidemiológico SIR*⁽³⁴⁾, porque permite visualizar esquemáticamente el flujo de la población durante la epidemia:



Cabe mencionar que las ecuaciones (4.1.a) y (4.1.b) constituyen un caso particular del modelo depredador-presa de Lotka y Volterra: la población susceptible de contraer la enfermedad es análoga a la especie presa ($N_1 \equiv S$) y la población infectada es análoga a la especie depredadora ($N_2 \equiv I$) (ver ecuaciones (3.1) en la página 16). En el modelo epidemiológico SIR, el coeficiente asociado al crecimiento de la población susceptible de contraer la enfermedad (r_1) es cero, ya que, por hipótesis, el número de estos individuos únicamente puede disminuir. Además, como este decrecimiento supone un aumento instantáneo del número de individuos infectados, se cumple que la *tasa per cápita de decrecimiento de la población susceptible debido a su interacción con la población infectada* (δ_{12}) es igual a la *tasa per cápita de crecimiento de la población infectada debido a su interacción con la población susceptible* (δ_{21})⁽³⁵⁾.

⁽³³⁾ McKendrick y Kermack, 1927.

⁽³⁴⁾ Small, 2012.

⁽³⁵⁾ Volterra, 1926.

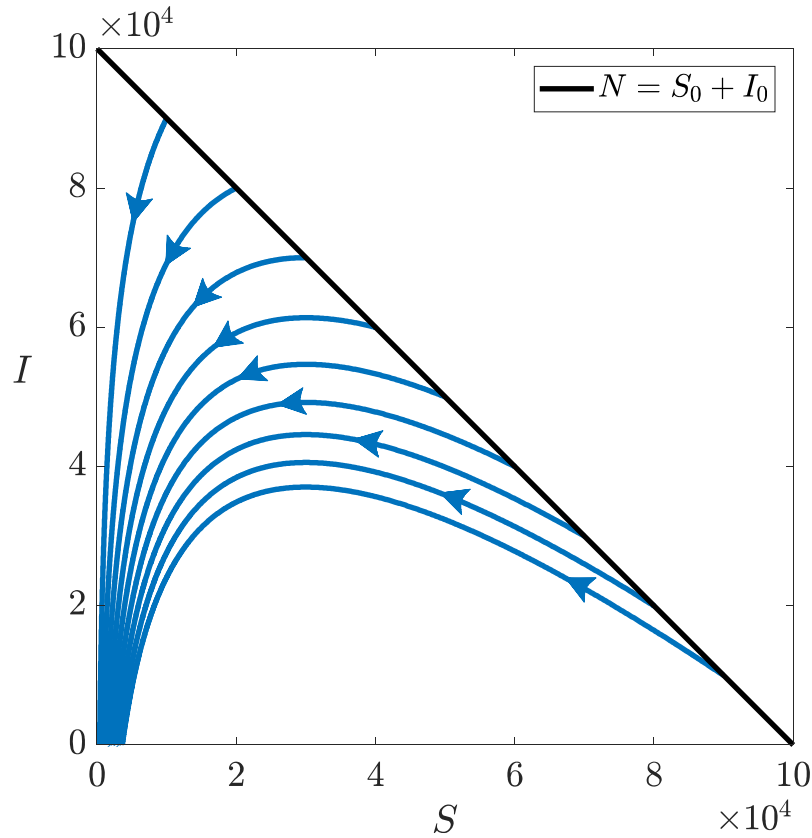


Figura 4.1. Trayectorias en el espacio de las fases I - S descritas por el sistema de ecuaciones (4.1). Para integrar estas ecuaciones se ha utilizado el método de Runge-Kutta de cuarto orden (algoritmo `ode45` de MATLAB®), suponiendo un total de cien mil individuos afectados por la epidemia ($N = 10^5$) y los siguientes valores hipotéticos para los parámetros: $r = 0,6$; $\delta = 2 \cdot 10^{-5}$. La recta $N = S_0 + I_0$ indica el número de individuos susceptibles de contraer la enfermedad y de individuos infectados al comenzar la epidemia, cuando todavía no hay individuos fallecidos ni recuperados ($R_0 = 0$).

En la figura 4.1 podemos observar que la integración del sistema de ecuaciones (4.1) conlleva a trayectorias en el espacio de las fases I - S que no son curvas cerradas y, por tanto, las funciones $S(t)$, $I(t)$ y $R(t)$ no son periódicas. Como ya sabemos, dado que las ecuaciones (4.1) no son lineales y están acopladas entre sí, solo podemos conocer el comportamiento de estas funciones mediante métodos numéricos de integración.

A continuación, vamos a comprobar el alcance de este modelo ajustando los datos que la Universidad de Johns Hopkins ha publicado sobre la pandemia causada por el coronavirus SARS-CoV-2 (más conocido como COVID-19) en China⁽³⁶⁾.

4.1 Ajuste del modelo SIR a los datos de la pandemia del COVID-19 en China

4.1.1 Modelo SIR clásico: Susceptibles, Infectados y Eliminados

Empecemos por definir en MATLAB® los siguientes vectores: `t_datos`, que contiene los días de duración de la pandemia del COVID-19 en China; `I_datos`, que recoge el número total de individuos infectados que se registraron cada día; y `R_datos`, que recoge la suma del número total de individuos fallecidos y del número total de individuos recuperados que se registraron cada día.

En el comienzo de una epidemia, el efecto del término $-rI$ en la ecuación (4.1.b) es prácticamente inapreciable frente al término δSI . Esto nos permite hacer una primera estimación del parámetro δ mediante diferencias finitas:

$$\text{delta0} = (I_datos(2) - I_datos(1)) / (S_0 * I_datos(1) * (t_datos(2) - t_datos(1)));$$

suponiendo que, en el instante inicial, la población susceptible de contraer la enfermedad es del orden de cien mil individuos ($S_0 = 10^5$), puesto que, el dato exacto lo desconocemos.

Por otro lado, cuando el número de individuos infectados es máximo se cumple que

$$\left. \frac{dI}{dt} \right|_{I=I_{\text{máx}}} = 0$$

de donde podemos inferir una primera estimación del parámetro r :

$$r_0 \approx \delta_0 S(t^*)$$

siendo t^* el instante de tiempo en el que se registra el número máximo de individuos infectados.

⁽³⁶⁾ Johns Hopkins University, 2020.

El número de individuos susceptibles de contraer la enfermedad en el instante t^* se puede estimar integrando la ecuación (4.1.a):

$$S(t^*) \approx S_0 e^{-\delta_0 \int_0^{t^*} I dt}$$

Asimismo, $\int_0^{t^*} I dt$ podemos calcularla utilizando el método de integración trapezoidal, lo cual permite ejecutar los siguientes comandos:

```
k = find(I_datos==max(I_datos));
r0 = delta0*S0*exp(-delta0*trapz(I_datos(1:k)));
```

A continuación, vamos a definir una función que tenga como argumentos de entrada el vector

$$w0 = [S0, \delta_0, r0];$$

así como los vectores t_datos , I_datos y R_datos . Esta función debe integrar las ecuaciones (4.1) mediante el método de Runge-Kutta de cuarto orden (algoritmo `ode45` de MATLAB®) tomando como condición inicial el vector $[w0(1), I_datos(1), R_datos(1)]$ y, a su vez, devolver el siguiente valor:

$$\epsilon = \sum_{j=0}^n (I_j - I_j^{datos})^2 + (R_j - R_j^{datos})^2$$

donde n es el número de días de duración de la epidemia y los parámetros I_j y R_j denotan, respectivamente, los individuos infectados y eliminados de la interacción susceptible-infectado estimados por el modelo SIR en el día j -ésimo:

```
function Epsilon = epsilon(w0,t_datos,I_datos,R_datos)
dNdt = @(t,N) [-w0(2)*N(1)*N(2); -N(2)*(w0(3)-
w0(2)*N(1)); w0(3)*N(2)];
[~,N] = ode45(dNdt,t_datos,[w0(1),I_datos(1),R_datos(1)],...
odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
difI = N(:,2)-I_datos(1:length(t_datos));
difR = N(:,3)-R_datos(1:length(t_datos));
Epsilon = difI'*difI+difR'*difR;
end
```

Finalmente, mediante el algoritmo `fminsearch`, vamos a optimizar la función definida anteriormente de manera que el valor de ϵ que devuelva sea mínimo:

```
w = fminsearch(@epsilon,w0,[],t_datos,I_datos,R_datos);
```

Así, obtenemos un vector w con los valores optimizados de los parámetros S_0 , δ y r que nos permite integrar el sistema de ecuaciones (4.1) tomando como condición inicial el vector $[w(1), I_datos(1), R_datos(1)]$:

```
dNdt = @(t,N) [-w(2)*N(1)*N(2); -N(2)*(w(3)-  
w(2)*N(1)); w(3)*N(2)];  
[t,N] = ode45(dNdt,[0,300],[w(1),I_datos(1),R_datos(1)],...  
odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
```

De este modo, podemos comparar gráficamente el modelo epidemiológico SIR con el ajuste de éste a los datos experimentales:

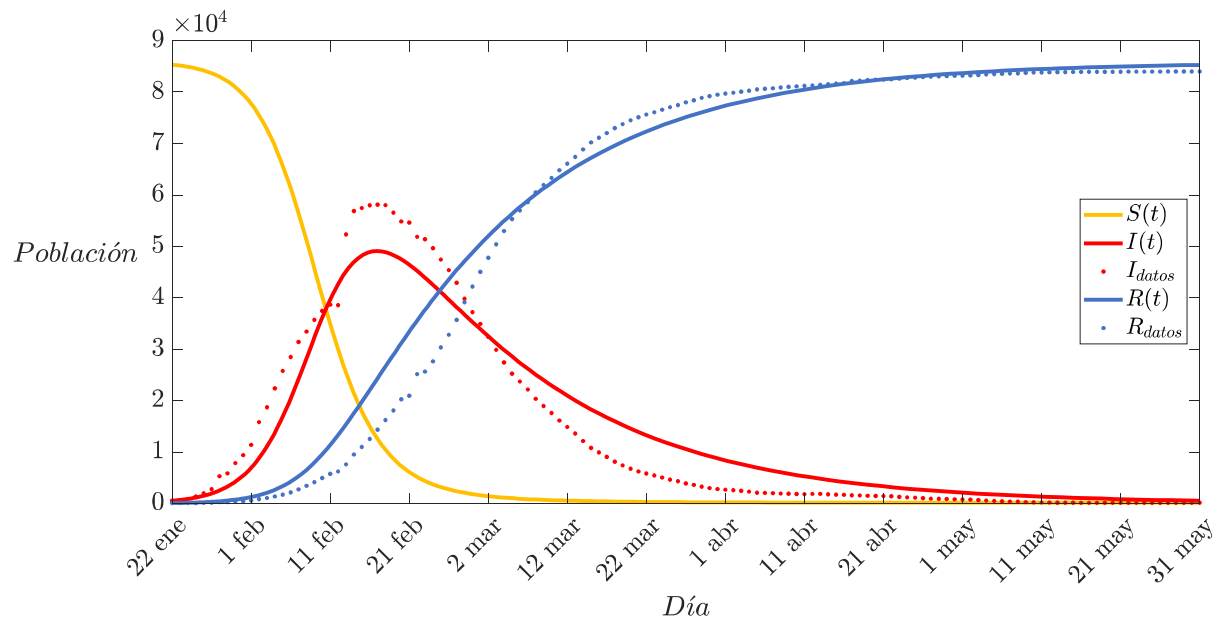


Figura 4.2. Ajuste del modelo epidemiológico SIR a los datos que la Universidad de Johns Hopkins ha publicado sobre la pandemia causada por el coronavirus COVID-19 en China. Para integrar el sistema de ecuaciones (4.1) se ha utilizado el método de Runge-Kutta de cuarto orden (algoritmo `ode45` de MATLAB®) con los siguientes valores optimizados de los parámetros: $S_0 = 85518$; $\delta = 3,7 \cdot 10^{-6}$; $r = 0,047$.

4.1.2 Modelo SIR extendido: Susceptibles, Infectados, Fallecidos y Altas

Según las características que tenga la enfermedad epidémica en cuestión, se puede dividir la población total afectada incorporando tantas clases de individuos como sean necesarias, por ejemplo: aquellos que presentan síntomas de estar infectados, pero, que no son transmisores de la enfermedad; o los llamados asintomáticos, quienes aparentemente se encuentran sanos, pero, son portadores del agente infeccioso siendo capaces de transmitirlo⁽³⁷⁾.

Dado que la Universidad de Johns Hopkins da a conocer los datos relacionados con el número de individuos infectados, fallecidos y recuperados, es interesante afinar el modelo epidemiológico SIR modificando el sistema de ecuaciones (4.1) de la forma siguiente:

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\delta SI \\ \frac{dI}{dt} = \delta SI - r_F I - r_A I \\ \frac{dF}{dt} = r_F I \\ \frac{dA}{dt} = r_A I \end{cases} \quad (4.2)$$

donde F es el número de individuos fallecidos y A es el número de individuos dados de alta.

Para ajustar los datos al sistema de ecuaciones (4.2) empezaremos por definir los vectores `t_datos`, `I_datos`, y estos otros: `F_datos` y `A_datos` que recogen, respectivamente, el número total de individuos fallecidos y dados de alta que se registraron cada día. Seguidamente, procederemos a destacar los cambios que hay que

⁽³⁷⁾ Sánchez Garduño et al. (2002); Small, 2012.

realizar en la rutina de MATLAB® descrita en la sección 4.1.1, la cual se encuentra íntegramente en el apéndice B.10.

En primer lugar, puesto que $r = r_F + r_A$, vamos a considerar como primera aproximación de los parámetros r_F y r_A que

$$r_{F_0} = r_{A_0} \approx \frac{r_0}{2}$$

donde r_0 es una primera estimación del parámetro r , que se obtuvo en la sección 4.1.1.

Evidentemente, se trata de una burda aproximación, pero, concuerda en el orden de magnitud. Esto nos permite redefinir el vector w_0 del siguiente modo:

$$w_0 = [S_0, \delta_0, r_0/2, r_0/2];$$

Como sabemos, este vector es necesario para construir la siguiente función:

```
function Epsilon_Mod = epsilon_mod(w0,t_datos,I_datos,F_datos,A_datos)
dNdt = @(t,N) [-w0(2)*N(1)*N(2);-N(2)*(w0(3)+w0(4)-
w0(2)*N(1));w0(3)*N(2);w0(4)*N(2)];
[~,N] = ode45(dNdt,t_datos,[w0(1),I_datos(1),F_datos(1),A_datos(1)],...
    odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
difI = N(:,2)-I_datos(1:length(t_datos));
difF = N(:,3)-F_datos(1:length(t_datos));
difA = N(:,4)-A_datos(1:length(t_datos));
Epsilon_Mod = difI'*difI+difF'*difF+difA'*difA;
end
```

la cual devuelve el valor

$$\epsilon = \sum_{j=0}^n (I_j - I_j^{datos})^2 + (F_j - F_j^{datos})^2 + (A_j - A_j^{datos})^2$$

Igualmente, vamos a minimizar el valor ϵ haciendo uso del algoritmo `fminsearch`:

```
w = fminsearch(@epsilon_mod,w0,[],t_datos,I_datos,F_datos,A_datos);
```

Así, obtenemos un vector w con los valores optimizados de los parámetros S_0 , δ , r_F y r_A que nos permite integrar el sistema de ecuaciones (4.2) tomando como condición inicial el vector $[w(1), I_datos(1), F_datos(1), A_datos(1)]$:

```
dNdt = @(t,N) [-w(2)*N(1)*N(2); -N(2)*(w(3)+w(4)-
w(2)*N(1)); w(3)*N(2); w(4)*N(2)];
[t,N] = ode45(dNdt,[0,300],[w(1),I_datos(1),F_datos(1),A_datos(1)],...
odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
```

De este modo, podemos comparar gráficamente el modelo extendido SIR con el ajuste de éste a los datos experimentales:

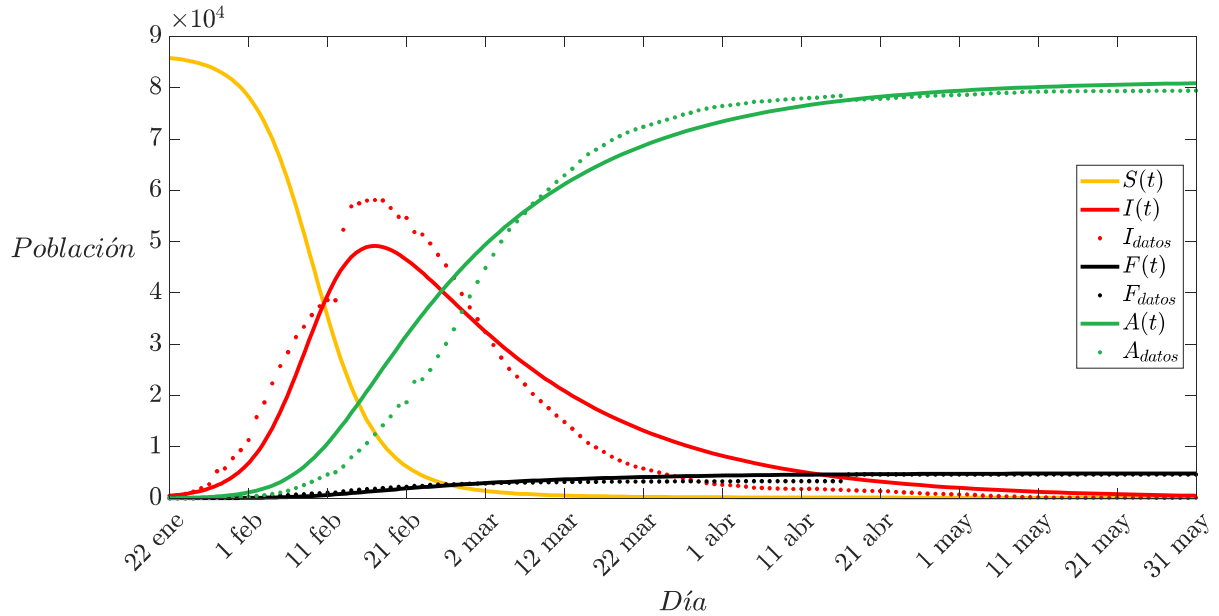


Figura 4.3. Ajuste del modelo descrito por el sistema de ecuaciones (4.2) a los datos que la Universidad de Johns Hopkins ha publicado sobre la pandemia causada por el coronavirus COVID-19 en China. Para integrar esas ecuaciones se ha utilizado el método de Runge-Kutta de cuarto orden (algoritmo ode45 de MATLAB®) con los siguientes valores optimizados de los parámetros: $S_0 = 85967$; $\delta = 3,7 \cdot 10^{-6}$; $r_F = 0,002$, $r_A = 0,045$.

Los ajustes de los modelos SIR clásico y SIR extendido nos permiten estimar el instante de tiempo t^* en el que se produce el máximo en la curva de individuos infectados por COVID-19 en China desde el comienzo de la pandemia. En la siguiente tabla se muestran dichas estimaciones y sus desviaciones relativas (en %) al valor real de t^* :

t_{real}^* (días)	$t_{SIR\ clásico}^*$ (días)	$\frac{ t_{real}^* - t_{SIR\ clásico}^* }{t_{real}^*}$ (%)	$t_{SIR\ extendido}^*$ (días)	$\frac{ t_{real}^* - t_{SIR\ extendido}^* }{t_{real}^*}$ (%)
26	25,91	0,3	25,98	0,08

Tabla 4.1. Valor real del instante de tiempo t^ en el que se produce el máximo de la curva de individuos infectados por COVID-19 en China desde el comienzo de la pandemia. También se presentan las estimaciones devueltas por los modelos SIR clásico y SIR extendido, acompañadas de sus desviaciones relativas (en %) al valor real de t^* .*

Como hemos podido comprobar, la versión clásica del modelo epidemiológico SIR determina con una precisión del 99,7 % que el máximo de la curva de individuos infectados en China por COVID-19 se produjo, aproximadamente, veintiséis días después del comienzo de la pandemia; mientras que, el modelo SIR extendido determina dicho máximo con una precisión del 99,9 %.

Conclusiones

En esta memoria hemos analizado el modelo depredador-presa, definido por los matemáticos A. J. Lotka y V. Volterra entre los años 1925 y 1926.

Mediante métodos numéricos y analíticos de integración, hemos podido verificar la ley establecida por Vito Volterra sobre la periodicidad de las fluctuaciones de las especies presa y depredadora, la cual afirma que, en general, el período de estas oscilaciones depende de los parámetros r_1 , r_2 , δ_{12} y δ_{21} —todos ellos positivos— así como del valor que toman los individuos de ambas especies en el instante inicial; mientras que para fluctuaciones muy pequeñas solo depende de los parámetros r_1 y r_2 . Recordemos que los parámetros r_1 y r_2 indican, respectivamente, las tasas per cápita netas (nacimientos menos muertes) de las especies presa S_1 y depredadora S_2 ; δ_{12} es la tasa per cápita de decrecimiento de la especie presa S_1 debido a su interacción con la especie depredadora S_2 ; y δ_{21} es la tasa per cápita de crecimiento de la especie depredadora S_2 debido a su interacción con la especie presa S_1 .

Por otra parte, también hemos podido comprobar la segunda ley enunciada por Volterra, la cual establece que, independientemente del valor inicial que tomen los individuos de ambas especies, el promedio del número de individuos de la especie presa es $N_1^c = \frac{r_2}{\delta_{21}}$ y el promedio del número de individuos de la especie depredadora es $N_2^c = \frac{r_1}{\delta_{12}}$.

Llegados a este punto, no es difícil convencerse de la tercera y última ley expuesta por este insigne matemático. Podríamos decir que es la que da una respuesta a la cuestión planteada por U. D'Ancona en 1926 justificando que, ante una intensa injerencia del ser humano en la asociación de dos especies que conviven, el coeficiente r_1 , que da cuenta del crecimiento de la especie más inofensiva, disminuye; mientras que el coeficiente r_2 , asociado al decrecimiento de la especie más voraz, aumenta. En estas

condiciones, el promedio del número de individuos de la especie presa aumenta y el promedio del número de individuos de la especie depredadora disminuye (ver figura I):

$$N_1^c = \frac{r_2}{\delta_{21}} \uparrow \quad ; \quad N_2^c = \frac{r_1}{\delta_{12}} \downarrow$$

Por el contrario, si la intromisión del ser humano sobre esta asociación biológica no es demasiado significativa (por ejemplo, la escasa pesca en el norte del Mar Adriático durante la Primera Guerra Mundial), el coeficiente r_1 aumenta y el coeficiente r_2 disminuye. Esto conlleva a una disminución en el promedio del número de individuos de la especie presa y a un aumento en el promedio del número de individuos de la especie depredadora (figura 3.1):

$$N_1^c = \frac{r_2}{\delta_{21}} \downarrow \quad ; \quad N_2^c = \frac{r_1}{\delta_{12}} \uparrow$$

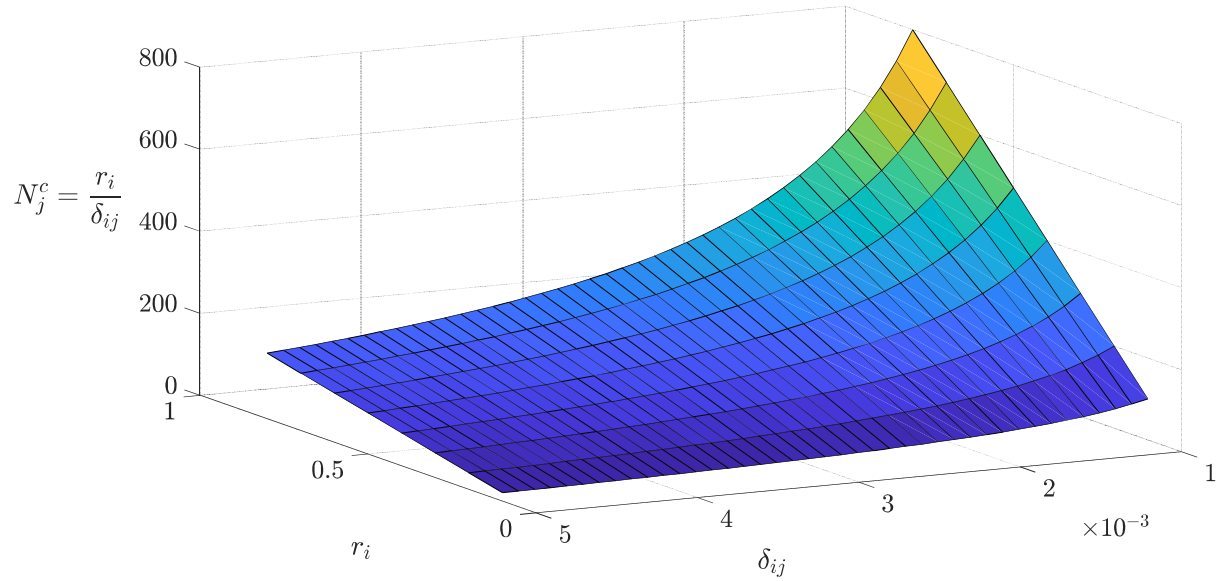


Figura I. Representación del valor medio de la especie S_j en función de los parámetros r_i y δ_{ij} .

Si la protección de la especie presa y la voracidad de la especie depredadora no cambian, los parámetros δ_{12} y δ_{21} permanecen constantes. Pero, si aumenta la protección de la especie presa, se produce una disminución del coeficiente δ_{12} y, por

consiguiente, también del coeficiente δ_{21} , lo cual conlleva al aumento de ambos promedios⁽³⁸⁾:

$$N_1^c = \frac{r_2}{\delta_{21}} \uparrow \quad ; \quad N_2^c = \frac{r_1}{\delta_{12}} \uparrow$$

Finalmente, como un caso particular de este modelo depredador-presa, hemos introducido el modelo epidemiológico SIR, propuesto por A. G. Mckendrick y W. O. Kermack en 1927. Mediante análisis y simulaciones numéricas del modelo SIR, hemos podido comprobar que, a pesar de su simplicidad, dicho modelo se ajusta bastante bien a los datos recogidos durante cuatro meses sobre la pandemia del COVID-19 en China y publicados por la Universidad de Johns Hopkins. Así, hemos podido determinar con una precisión del 99,7 % el máximo de la curva de individuos infectados. Este máximo se observa veintiséis días después del comienzo de la pandemia, tal y como ocurrió realmente en China.

Para discriminar entre poblaciones de individuos fallecidos y dados de alta, se extiende el modelo epidemiológico SIR, ya que éste agrupa a ambos conjuntos de la población en una única clase. Los ajustes del modelo SIR extendido mejoran en un 0,2 % la precisión en la determinación del máximo de la curva de infectados.

En conclusión, a pesar de que el modelo depredador-presa es relativamente simple, hemos podido comprobar su validez y alcance tanto en la competición entre especies (tiburón-atún, lince-conejo, etc.), consultada en la literatura, como en su aplicación al comportamiento de una población afectada por una enfermedad epidémica como la actual pandemia del COVID-19. Y todo ello, tras haber pasado casi un siglo desde la formulación de dicho modelo.

⁽³⁸⁾ Volterra, 1927.

Referencias

Bacaër, N. (2011). *A Short History of Mathematical Population Dynamics*. Springer.

D'Ancona, U. (1926). *Dell' influenza della stasi peschereccia del periodo 1914-18 sul patrimonio ittico dell' Alto Adriatico*. R. Comitato Talassografico Italiano, vol. 126.

Israel, G., Millán Gasca, A. (2002). *The Biology of Numbers. The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*. Springer Basel AG.

Johns Hopkins University. (2020). *Coronavirus Resource Center*.
<https://coronavirus.jhu.edu/map.html>

Lotka, A. J. (1920a). *Analytical Note on Certain Rythmic Relations in Organic Systems*. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences, vol. 6, pp. 410-415.

Lotka, A. J. (1920b). *Undamped Oscillations Derived from the Law of Mass Action*. Journal of the American Chemical Society, vol. 42, pp. 1595-1599.

Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins.

Malthus, T. R. (2016). *Primer ensayo sobre la población*. (P. de Azcárate Diz, J. Vergara Doncel, Trad.) Alianza Editorial. (Trabajo original publicado en 1798).

Martínez Rico, A. L. [MATEMATICAS.NET] (2019a). *Función W de Lambert (Primera parte)* [Archivo de video]. Youtube.
<https://www.youtube.com/watch?v=Q14yVX2IqdE>

Martínez Rico, A. L. [MATEMATICAS.NET] (2019b). *Función W de Lambert (Segunda parte)* [Archivo de video]. Youtube.
<https://www.youtube.com/watch?v=2gpIRZpZ1do>

- McKendrick, A. G., Kermack, W. O., (1927). *A contribution to the Mathematical Theory of Epidemics*. Proceedings of the Royal Society of London, vol. 115, pp. 700-721.
- Romero Cabello, R. (2007). *Microbiología y Parasitología Humana. Bases etiológicas de las enfermedades infecciosas y parasitarias*. Editorial Médica Panamericana S. A. (Trabajo original publicado en 1993).
- Samanta, G., Gómez Aíza, R., (2014). *Modelos dinámicos de poblaciones simples y de sistemas depredador-presa*. Miscelánea Matemática, vol. 58, pp. 77-110.
- Sánchez Garduño, F., Miramontes, P., Gutiérrez Sánchez, J. L., Soberón Mainero, J., Cocho, G., Aldama, A., Falconi, M., Esteva, L., Lara-Aparicio, M. (2002). *Clásicos de la biología matemática*. Siglo XXI editores.
- Small, M. (2012). *Dynamics of Biological Systems*. Chapman & Hall/CRC.
- Tarasiévich, Iu. Iú. (2004). *Simulación matemática y computacional*. Traducción y edición en castellano: Editorial URSS, 2004.
- Volterra, V. (1926). *Variazioni e fluttuazioni del numero d' individui in specie animali conviventi*. R. Accademia dei Lincei, vol. 2, pp. 31-113.
- Volterra, V. (1927). *Una teoria matematica sulla lotta per l'esistenza*. Opere Matematiche. Memorie e Note, vol. 5, pp. 112-124.

Apéndices

Apéndice A: Demostraciones analíticas

A.1 Resolución de la ecuación (1.4)

Si separamos sus variables de la forma

$$\frac{dN}{N} = r dt$$

podemos integrarla de forma trivial

$$\int_{N_0}^{N(t)} \frac{dN'}{N'} = r \int_0^t dt' \Rightarrow \ln N(t) - \ln N_0 = rt$$

Aplicando la propiedad

$$\ln x - \ln y = \ln \frac{x}{y} \quad (\text{a.1})$$

y teniendo en cuenta que el logaritmo natural y la exponencial son funciones inversas entre sí,

$$\ln \frac{N(t)}{N_0} = rt \Rightarrow \frac{N(t)}{N_0} = e^{rt} \Rightarrow N(t) = N_0 e^{rt}$$

A.2 Demostración de la ecuación (2.2)

Partamos de la ecuación diferencial (2.1). Si separamos sus variables de la forma

$$\frac{dN}{N(r - \gamma N)} = dt \quad (\text{a.2})$$

Para poder integrar esta ecuación, es preciso expresar el integrando del miembro de la izquierda como

$$\frac{1}{N(r - \gamma N)} = \frac{C_1}{N} + \frac{C_2}{r - \gamma N}$$

de donde se infiere que

$$C_1(r - \gamma N) + C_2 N = 1$$

A continuación, vamos a proceder a la obtención de las constantes C_1 y C_2 que verifican la igualdad anterior:

- Si $N = 0 \Rightarrow C_1 r = 1 \Rightarrow C_1 = \frac{1}{r}$
- Si $N = \frac{r}{\gamma} \Rightarrow C_2 \frac{r}{\gamma} = 1 \Rightarrow C_2 = \frac{\gamma}{r}$

De esta manera, la ecuación (a.2) queda de la forma

$$\left(\frac{1}{rN} + \frac{\gamma}{r(r - \gamma N)}\right) dN = dt$$

que se puede integrar de forma inmediata

$$\begin{aligned} \frac{1}{r} \int_{N_0}^{N(t)} \frac{dN'}{N'} + \frac{\gamma}{r} \int_{N_0}^{N(t)} \frac{dN'}{r - \gamma N'} &= \int_0^t dt' \\ \frac{1}{r} (\ln N(t) - \ln N_0) - \frac{1}{r} (\ln(r - \gamma N(t)) - \ln(r - \gamma N_0)) &= t \end{aligned}$$

Aplicando la propiedad (a.1) y teniendo en cuenta que el logaritmo natural y la exponencial son funciones inversas entre sí,

$$\frac{1}{r} \ln \left(\frac{N(t)}{r - \gamma N(t)} \frac{r - \gamma N_0}{N_0} \right) = t \Rightarrow \frac{N(t)}{r - \gamma N(t)} \frac{r - \gamma N_0}{N_0} = e^{rt}$$

Por último, despejamos $N(t)$:

$$N(t) = \frac{N_0 r e^{rt}}{r - \gamma N_0 (1 - e^{rt})}$$

A.3 Demostración de la ecuación (3.7)

Si dividimos miembro a miembro las ecuaciones (3.3) y (3.4), obtenemos la siguiente ecuación diferencial:

$$\frac{dN_2}{dN_1} = -\frac{r_2 N_2}{r_1 N_1}$$

Si separamos sus variables de la forma

$$\frac{dN_2}{N_2} = -\frac{r_2}{r_1} \frac{dN_1}{N_1}$$

podemos integrarla de forma trivial

$$\int_{N_2^0}^{N_2} \frac{dN'_2}{N'_2} = -\frac{r_2}{r_1} \int_{N_1^0}^{N_1} \frac{dN'_1}{N'_1} \Rightarrow \ln N_2 - \ln N_2^0 = -\frac{r_2}{r_1} (\ln N_1 - \ln N_1^0)$$

A continuación, aplicamos las propiedades (a.1) y

$$\ln x^a = a \ln x \tag{a.3}$$

y teniendo en cuenta que el logaritmo natural y la exponencial son funciones inversas entre sí, se obtiene que

$$N_2 = N_2^0 \left(\frac{N_1}{N_1^0} \right)^{-\frac{r_2}{r_1}}$$

A.4 Resolución de la ecuación (3.17)

Vamos a resolver la ecuación (3.17) por el método de *variación de parámetros*.

Si ignoramos el término no homogéneo, nos queda una ecuación diferencial análoga a la ecuación (1.4):

$$\frac{d\tilde{N}_1^h}{dt} = i\sqrt{r_1 r_2} \tilde{N}_1^h$$

cuya solución es

$$\tilde{N}_1^h(t) = \tilde{N}_1^0 e^{i\sqrt{r_1 r_2} t} \quad (\text{a.4})$$

Supongamos una solución particular de la ecuación (3.17) de la forma

$$\tilde{N}_1^p(t) = f(t) e^{i\sqrt{r_1 r_2} t} \quad (\text{a.5})$$

Si introducimos la ecuación (a.5) en la ecuación (3.17), obtenemos que

$$\frac{df(t)}{dt} = \frac{r_1 \sqrt{r_2} - i r_2 \sqrt{r_1}}{2\delta_{12}\delta_{21}} e^{-i\sqrt{r_1 r_2} t}$$

e integrando

$$f(t) = \frac{r_2 \sqrt{r_1} + i r_1 \sqrt{r_2}}{2\delta_{12}\delta_{21}\sqrt{r_1 r_2}} e^{-i\sqrt{r_1 r_2} t} + C$$

donde C es una constante arbitraria que, sin pérdida de generalidad, podemos tomar como cero.

Por tanto, la solución particular (a.5) queda de la forma

$$\tilde{N}_1^p(t) = \frac{r_2 \sqrt{r_1} + i r_1 \sqrt{r_2}}{2\delta_{12}\delta_{21}\sqrt{r_1 r_2}} \quad (\text{a.6})$$

Finalmente, la solución de la ecuación (3.17) podemos escribirla como la suma de las ecuaciones (a.4) y (a.6):

$$\tilde{N}_1(t) = \tilde{N}_1^0 e^{i\sqrt{r_1 r_2} t} + \frac{r_2 \sqrt{r_1} + i r_1 \sqrt{r_2}}{2\delta_{12}\delta_{21}\sqrt{r_1 r_2}} \quad (\text{a.7})$$

A.5 Resolución de la ecuación (3.18)

Al igual que hemos hecho en el apartado anterior, vamos a resolver la ecuación (3.18) por el método de *variación de parámetros*.

Si ignoramos el término no homogéneo, nos queda una ecuación diferencial análoga a la ecuación (1.4):

$$\frac{d\tilde{N}_2^h}{dt} = -i\sqrt{r_1 r_2} \tilde{N}_2^h$$

cuya solución es

$$\tilde{N}_2^h(t) = \tilde{N}_2^0 e^{-i\sqrt{r_1 r_2} t} \quad (\text{a.8})$$

Supongamos una solución particular de la ecuación (3.18) de la forma

$$\tilde{N}_2^p(t) = f(t) e^{-i\sqrt{r_1 r_2} t} \quad (\text{a.9})$$

Si introducimos la ecuación (a.9) en la ecuación (3.18), obtenemos que

$$\frac{df(t)}{dt} = \frac{r_1\sqrt{r_2} + i r_2\sqrt{r_1}}{2\delta_{12}\delta_{21}} e^{i\sqrt{r_1 r_2} t}$$

e integrando

$$f(t) = \frac{r_2\sqrt{r_1} - i r_1\sqrt{r_2}}{2\delta_{12}\delta_{21}\sqrt{r_1 r_2}} e^{i\sqrt{r_1 r_2} t} + C$$

donde C es una constante arbitraria que, sin pérdida de generalidad, podemos tomar como cero.

Por tanto, la solución particular (a.9) queda de la forma

$$\tilde{N}_2^p(t) = \frac{r_2\sqrt{r_1} - i r_1\sqrt{r_2}}{2\delta_{12}\delta_{21}\sqrt{r_1 r_2}} \quad (\text{a.10})$$

Finalmente, la solución de la ecuación (3.18) podemos escribirla como la suma de las ecuaciones (a.8) y (a.10):

$$\tilde{N}_2(t) = \tilde{N}_2^0 e^{-i\sqrt{r_1 r_2} t} + \frac{r_2\sqrt{r_1} - i r_1\sqrt{r_2}}{2\delta_{12}\delta_{21}\sqrt{r_1 r_2}} \quad (\text{a.11})$$

A.6 Demostración de las ecuaciones (3.19), (3.20), (3.21), (3.22) y (3.23)

A partir de las ecuaciones (3.14), (a.7) y (a.11), se obtienen las soluciones $N_1(t)$ y $N_2(t)$ del sistema de ecuaciones (3.8):

$$N_1(t) = \delta_{12}\sqrt{r_2}(\tilde{N}_1^0 e^{i\sqrt{r_1 r_2}t} + \tilde{N}_2^0 e^{-i\sqrt{r_1 r_2}t}) + \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad (\text{a.12})$$

$$N_2(t) = -i \delta_{21}\sqrt{r_1}(\tilde{N}_1^0 e^{i\sqrt{r_1 r_2}t} - \tilde{N}_2^0 e^{-i\sqrt{r_1 r_2}t}) + \frac{r_1}{\delta_{12}} \quad (\text{a.13})$$

Si hacemos $N_1(t=0) = N_1^0$ y $N_2(t=0) = N_2^0$, obtenemos un sistema de dos ecuaciones algebraicas con dos incógnitas (\tilde{N}_1^0 y \tilde{N}_2^0):

$$\begin{aligned} N_1^0 &= \delta_{12}\sqrt{r_2}(\tilde{N}_1^0 + \tilde{N}_2^0) + \frac{r_2}{\delta_{21}} \\ N_2^0 &= -i \delta_{21}\sqrt{r_1}(\tilde{N}_1^0 - \tilde{N}_2^0) + \frac{r_1}{\delta_{12}} \end{aligned}$$

cuya solución es

$$\tilde{N}_1^0 = \frac{1}{2\delta_{12}\sqrt{r_2}}\left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}}\right) + \frac{i}{2\delta_{21}\sqrt{r_1}}\left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right) \quad (\text{a.14})$$

$$\tilde{N}_2^0 = \frac{1}{2\delta_{12}\sqrt{r_2}}\left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}}\right) - \frac{i}{2\delta_{21}\sqrt{r_1}}\left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right) \quad (\text{a.15})$$

Si sustituimos las expresiones (a.14) y (a.15) en (a.12) y (a.13), obtenemos que

$$N_1(t) = \left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}}\right) \cos(\sqrt{r_1 r_2}t) - \frac{\delta_{12}}{\delta_{21}} \sqrt{\frac{r_2}{r_1}} \left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right) \sin(\sqrt{r_1 r_2}t) + \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad (\text{a.16})$$

$$N_2(t) = \left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right) \cos(\sqrt{r_1 r_2}t) + \frac{\delta_{21}}{\delta_{12}} \sqrt{\frac{r_1}{r_2}} \left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}}\right) \sin(\sqrt{r_1 r_2}t) + \frac{r_1}{\delta_{12}} \quad (\text{a.17})$$

No obstante, las expresiones (a.16) y (a.17) se pueden presentar de un modo más conveniente haciendo uso de los teoremas de la suma de dos ángulos:

$$N_1(t) = a \cos \phi \cos \sqrt{r_1 r_2}t - a \sin \phi \sin \sqrt{r_1 r_2}t + \frac{r_2}{\delta_{21}}$$

$$N_2(t) = b \sin \phi \cos \sqrt{r_1 r_2}t + b \cos \phi \sin \sqrt{r_1 r_2}t + \frac{r_1}{\delta_{12}}$$

Inmediatamente podemos hacer las siguientes identificaciones:

$$a \sin \phi = \frac{\delta_{12}}{\delta_{21}} \sqrt{\frac{r_2}{r_1}} \left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right) \quad (\text{a.18})$$

$$a \cos \phi = N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad (\text{a.19})$$

$$b \sin \phi = N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}} \quad (\text{a.20})$$

$$b \cos \phi = \frac{\delta_{21}}{\delta_{12}} \sqrt{\frac{r_1}{r_2}} \left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \right) \quad (\text{a.21})$$

Si elevamos al cuadrado las ecuaciones (a.18) y (a.19) y seguidamente las sumamos, obtenemos el valor del parámetro a :

$$a = \sqrt{\left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \right)^2 + \frac{\delta_{12}^2 r_2}{\delta_{21}^2 r_1} \left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}} \right)^2}$$

Análogamente, si elevamos al cuadrado las ecuaciones (a.20) y (a.21) y seguidamente las sumamos, obtenemos el valor del parámetro b :

$$b = \sqrt{\frac{\delta_{21}^2 r_1}{\delta_{12}^2 r_2} \left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \right)^2 + \left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}} \right)^2} = \frac{\delta_{21}}{\delta_{12}} \sqrt{\frac{r_1}{r_2}} a$$

Por otra parte, si dividimos la ecuación (a.18) entre la ecuación (a.19) o la ecuación (a.20) entre la ecuación (a.21), obtenemos el valor del parámetro ϕ :

$$\phi = \arctan \left(\frac{\delta_{12}}{\delta_{21}} \sqrt{\frac{r_2}{r_1}} \frac{\left(N_2^0 - \frac{r_1}{\delta_{12}} \right)}{\left(N_1^0 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \right)} \right)$$

A.7 Demostración de la ecuación (3.26)

Comencemos por despejar el término $\cos(\sqrt{r_1 r_2} t + \phi)$ de la expresión (3.18) y el término $\sin(\sqrt{r_1 r_2} t + \phi)$ de la expresión (3.20):

$$\cos(\sqrt{r_1 r_2} t + \phi) = \frac{1}{a} \left(N_1(t) - \frac{r_2}{\delta_{21}} \right) \quad (\text{a.22})$$

$$\sin(\sqrt{r_1 r_2} t + \phi) = \frac{1}{b} \left(N_2(t) - \frac{r_1}{\delta_{12}} \right) \quad (\text{a.23})$$

Si elevamos al cuadrado las ecuaciones (a.22) y (a.23) y seguidamente las sumamos, obtenemos:

$$\frac{1}{a^2} \left(N_1 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \right)^2 + \frac{1}{b^2} \left(N_2 - \frac{r_1}{\delta_{12}} \right)^2 = 1$$

A.8 Demostración de la expresión (3.28)

Partamos de la ecuación diferencial (3.27). Si separamos sus variables de la forma

$$\left(\frac{r_2}{N_1} - \delta_{21} \right) dN_1 = - \left(\frac{r_1}{N_2} - \delta_{12} \right) dN_2$$

podemos integrarla trivialmente obteniendo

$$\mathcal{V} = \delta_{12}N_2 + \delta_{21}N_1 - r_1 \ln N_2 - r_2 \ln N_1 \quad (\text{a.24})$$

A continuación, vamos a restar a la expresión (a.24) su valor en el punto crítico $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$:

$$V = \delta_{12}N_2 + \delta_{21}N_1 - r_1 \ln N_2 - r_2 \ln N_1 - r_1 - r_2 + r_1 \ln \frac{r_1}{\delta_{12}} + r_2 \ln \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad (\text{a.25})$$

siendo $V = \mathcal{V}(N_1, N_2) - \mathcal{V}\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$.

Por último, haciendo uso de las propiedades (a.1) y (a.3) y teniendo en cuenta que $\ln e = 1$, la expresión (a.25) queda de la forma

$$V = \delta_{21}N_1 + \delta_{12}N_2 + \ln \left(\left(\frac{\delta_{12}e}{r_1} N_2 \right)^{-r_1} \left(\frac{\delta_{21}e}{r_2} N_1 \right)^{-r_2} \right)$$

A.9 Función W de Lambert en \mathbb{R}

La *función W de Lambert* o *función producto-logaritmo* se define como la función inversa de $f(x) = xe^x$, es decir, $x = W[f(x)]$. Por ello, resulta de interés estudiar las características de f :

Dominio: $(-\infty, +\infty)$

Comportamiento en ∞ :

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} f(x) = \lim_{x \rightarrow -\infty} xe^x = \lim_{x \rightarrow +\infty} \left(-\frac{x}{e^x} \right) = 0 \Rightarrow \text{Asíntota en } x = 0$$

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} f(x) = \lim_{x \rightarrow +\infty} xe^x = +\infty$$

Punto crítico de primera especie:

$$\left. \frac{df(x)}{dx} \right|_{x=x_c} = (1+x)e^x|_{x=x_c} = 0 \Rightarrow x_c = -1 \Rightarrow \left(-1, -\frac{1}{e} \right)$$

$$\left. \frac{d^2f(x)}{dx^2} \right|_{x=-1} = (2+x)e^x|_{x=-1} = \frac{1}{e} > 0 \Rightarrow \text{Mínimo relativo}$$

Punto crítico de segunda especie:

$$\left. \frac{d^2f(x)}{dx^2} \right|_{x=x_c} = (2+x)e^x|_{x=x_c} = 0 \Rightarrow x_c = -2 \Rightarrow \left(-2, -\frac{2}{e^2} \right) \Rightarrow \text{Cambio de curvatura}$$

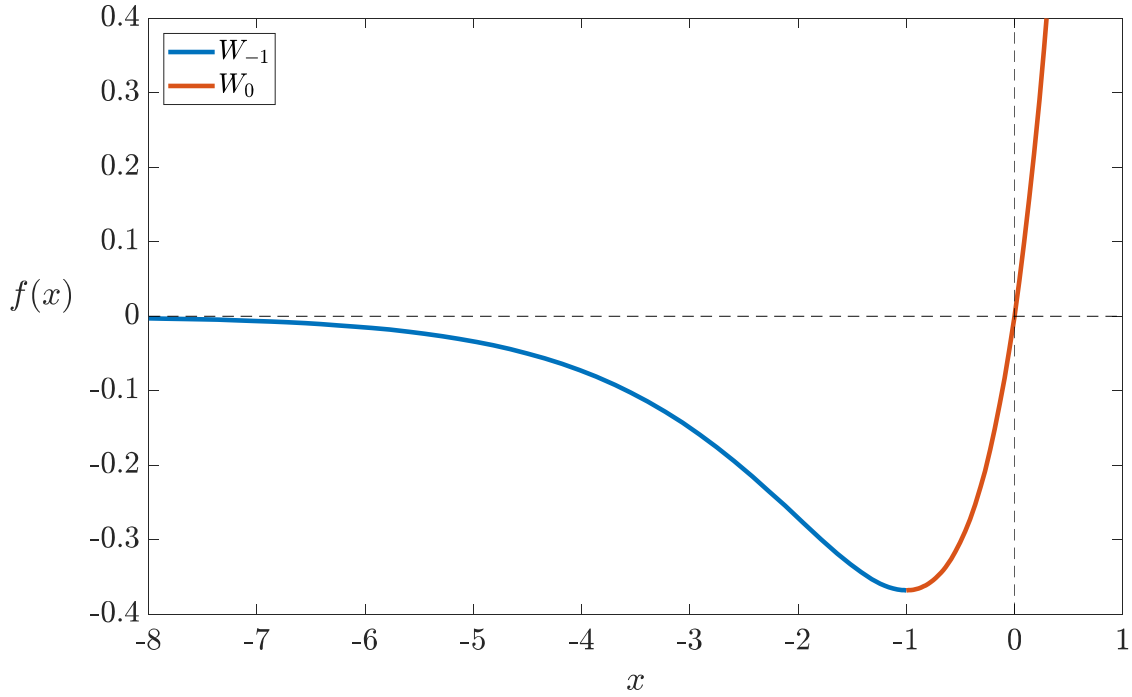


Figura II. Representación de la función $f(x) = xe^x$.

Como se puede observar en la figura II, a cada valor de $f \in \left(-\frac{1}{e}, 0\right)$ le corresponden dos valores de $x \in (-\infty, 0)$. En otras palabras, la función f no es inyectiva. Esto obliga a descomponer la función de Lambert en las siguientes ramas:

- A cada valor $x \in (-\infty, -1)$ le corresponde un único valor de $f \in \left(-\frac{1}{e}, 0\right)$. La rama de la función de Lambert que cumple esta condición se denota como W_{-1} .
- A cada valor $x \in (-1, +\infty)$ le corresponde un único valor de $f \in \left(-\frac{1}{e}, +\infty\right)$. La rama de la función de Lambert que cumple esta condición se denota como W_0 .

A.10 Integración de la ecuación (3.31) en un entorno próximo al punto vórtice

De la ecuación (3.29) se infiere que

$$\frac{\delta_{21}}{r_2} N_1 e^{-\frac{\delta_{21}}{r_2} \left(N_1 - \frac{r_2}{\delta_{21}}\right)} = \eta \frac{1}{r_2} \quad (\text{a.26})$$

$$\frac{\delta_{12}}{r_1} N_2 e^{-\frac{\delta_{12}}{r_1} \left(N_2 - \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)} = \left(\frac{\eta}{C}\right)^{-\frac{1}{r_1}} \quad (\text{a.27})$$

Si hacemos las siguientes definiciones

$$n_1 = N_1 - \frac{r_2}{\delta_{21}} \quad (\text{a.28})$$

$$n_2 = N_2 - \frac{r_1}{\delta_{12}} \quad (\text{a.29})$$

donde n_1 y n_2 representan las fluctuaciones de N_1 y N_2 respecto al punto de equilibrio $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$, las ecuaciones (a.26) y (a.27) toman la siguiente forma:

$$\left(1 + \frac{\delta_{21}}{r_2} n_1\right) e^{-\frac{\delta_{21}}{r_2} n_1} = \eta^{\frac{1}{r_2}} \quad (\text{a.30})$$

$$\left(1 + \frac{\delta_{12}}{r_1} n_2\right) e^{-\frac{\delta_{12}}{r_1} n_2} = \left(\frac{\eta}{C}\right)^{-\frac{1}{r_1}} \quad (\text{a.31})$$

Haciendo uso de los términos de primer orden ($k = 1$) de los siguientes desarrollos en serie de potencias

$$(1 + ax) e^{-ax} = 1 + (ax)^2 \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(-1)^k k}{(k+1)!} (ax)^{k-1}$$

$$(ax)^b = 1 + \sum_{k=1}^{\infty} \binom{b}{k} (ax - 1)^k$$

las ecuaciones (a.30) y (a.31) se reducen a

$$\frac{1}{2} \left(\frac{\delta_{21}}{r_2} n_1\right)^2 = \frac{1}{r_2} (1 - \eta) \quad (\text{a.32})$$

$$\frac{1}{2} \left(\frac{\delta_{12}}{r_1} n_2\right)^2 = \frac{1}{r_1} \left(\frac{\eta}{C} - 1\right) \quad (\text{a.33})$$

en un entorno muy próximo al punto de equilibrio $\left(\frac{r_2}{\delta_{21}}, \frac{r_1}{\delta_{12}}\right)$.

Trivialmente, se puede despejar n_1 y n_2 de las ecuaciones (a.32) y (a.33):

$$n_1 = \pm \frac{1}{\delta_{21}} \sqrt{2r_2(1 - \eta)} \quad (\text{a.34})$$

$$n_2 = \pm \frac{1}{\delta_{12}} \sqrt{2r_1 \left(\frac{\eta}{C} - 1\right)} \quad (\text{a.35})$$

Teniendo en cuenta las ecuaciones (a.28), (a.29), (a.34) y (a.35), podemos integrar la ecuación (3.31) en los procesos $A \rightarrow B$, $B \rightarrow C$, $C \rightarrow D$ y $D \rightarrow A$:

$$\Delta t_{A \rightarrow B} = \frac{1}{\delta_{12}\delta_{21}} \int_1^C \frac{d\eta}{\eta n_1 n_2} \Big|_{\substack{n_1 > 0 \\ n_2 < 0}} = -\frac{1}{2\sqrt{r_1 r_2}} \int_1^C \frac{d\eta}{\eta \sqrt{(1-\eta) \left(\frac{\eta}{C} - 1\right)}} \quad (\text{a.36})$$

$$\Delta t_{B \rightarrow C} = \frac{1}{\delta_{12}\delta_{21}} \int_C^1 \frac{d\eta}{\eta n_1 n_2} \Big|_{\substack{n_1 > 0 \\ n_2 > 0}} = \frac{1}{2\sqrt{r_1 r_2}} \int_C^1 \frac{d\eta}{\eta \sqrt{(1-\eta) \left(\frac{\eta}{C} - 1\right)}} \quad (\text{a.37})$$

$$\Delta t_{C \rightarrow D} = \frac{1}{\delta_{12}\delta_{21}} \int_1^C \frac{d\eta}{\eta n_1 n_2} \Big|_{\substack{n_1 < 0 \\ n_2 > 0}} = -\frac{1}{2\sqrt{r_1 r_2}} \int_1^C \frac{d\eta}{\eta \sqrt{(1-\eta) \left(\frac{\eta}{C} - 1\right)}} \quad (\text{a.38})$$

$$\Delta t_{D \rightarrow A} = \frac{1}{\delta_{12}\delta_{21}} \int_C^1 \frac{d\eta}{\eta n_1 n_2} \Big|_{\substack{n_1 < 0 \\ n_2 < 0}} = \frac{1}{2\sqrt{r_1 r_2}} \int_C^1 \frac{d\eta}{\eta \sqrt{(1-\eta) \left(\frac{\eta}{C} - 1\right)}} \quad (\text{a.39})$$

Evidentemente, los límites de integración son los mismos que en las integrales (3.36), (3.37), (3.38) y (3.39). Si nos fijamos bien, las integrales (a.36), (a.37), (a.38) y (a.39), que indican los intervalos de tiempo de los diferentes procesos de una trayectoria de fase muy próxima al punto vórtice (ver figura 3.4.(a)), son idénticas:

$$\Delta t_{A \rightarrow B} = \Delta t_{B \rightarrow C} = \Delta t_{C \rightarrow D} = \Delta t_{D \rightarrow A} = \frac{1}{2\sqrt{r_1 r_2}} \int_C^1 \frac{d\eta}{\eta \sqrt{(1-\eta) \left(\frac{\eta}{C} - 1\right)}} \quad (\text{a.40})$$

La integral (a.40) se puede resolver analíticamente haciendo el cambio de variable

$$s = \sqrt{\frac{\frac{\eta}{C} - 1}{1 - \eta}}$$

obteniendo de una forma alternativa el resultado de la ecuación (3.25):

$$\Delta t_{A \rightarrow B} = \Delta t_{B \rightarrow C} = \Delta t_{C \rightarrow D} = \Delta t_{D \rightarrow A} = \frac{1}{\sqrt{r_1 r_2}} \int_0^\infty \frac{ds}{1 + s^2} = \frac{\pi}{2\sqrt{r_1 r_2}}$$

De acuerdo con la ecuación (3.40), el período viene dado por

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{r_1 r_2}}$$

coincidiendo con el resultado de la ecuación (3.24).

Apéndice B: Rutinas en MATLAB® R2017a**B.1 Figura 1.1**

```
syms t; fplot(exp((log(2)/25)*t),'LineWidth',3); hold on;
fplot(1+(1/25)*t,'LineWidth',3); plot([0,25,25],[2,2,0],'--k');
plot(25,2,'o','MarkerFaceColor',1/255*[255,147,0],'MarkerEdgeColor','k',...
     'MarkerSize',10); axis([0,40,0.8,2.5]);
xlabel('$t\thinspace(a\tilde{n})os$', 'Interpreter','LaTeX');
ylabel('$Cantidad$', 'Rotation',0,...
     'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
legend({'$\frac{N(t)}{N_0}$','$\frac{A(t)}{A_0}$','Location','north',...
     'Orientation','Horizontal','Interpreter','LaTeX');
set(gca,'layer','top');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');
```

B.2 Figura 1.2

```
syms x; fplot(exp(x),'LineWidth',3); hold on; fplot(exp(-x),'LineWidth',3);
yticks(1:10); axis([0,5,0,10]);
xlabel('$rt$', 'Interpreter','LaTeX');
ylabel('$\frac{N}{N_0}$ ', 'Rotation',0,'HorizontalAlignment','right',...
     'Interpreter','LaTeX');
legend({'$r>0$','$r<0$'}, 'Interpreter','LaTeX'); set(gca,'layer','top');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');
```

B.3 Figura 2.1

```
syms x; fplot(exp(x)/((1/0.05)-(1-exp(x))), 'LineWidth',3); hold on;
fplot(exp(x)/((1/1.8)-(1-exp(x))), 'LineWidth',3);
plot([0,10],[1,1],'--k'); axis([0,10,0,2]);
xlabel('$rt$', 'Interpreter','LaTeX');
ylabel('$\frac{N}{\left(\frac{r}{\gamma}\right)}$', 'Rotation',0,...
     'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
```



```

legend({'$$N_0<\frac{r}{\gamma}$$','$$N_0>\frac{r}{\gamma}$$',...
'$N\left(t\right)=\frac{r}{\gamma}$$'],'Orientation','horizontal',...
'Location','north','Interpreter','LaTeX'); set(gca,'layer','top');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');

```

B.4 Figura 3.1

```

Selacios_Rijeka = [11.76 21.48 23.08 21 36.47 25.86 15.99 15.74 14.73 ...
10.52 13.24];
MenosVoraces_Rijeka = [54.86 22.25 22.58 20.25 27.19 24.86 35.57 31.99 ...
34.76 51.9 56.1];
plot(1914:1924,Selacios_Rijeka,'LineWidth',3); hold on;
plot(1914:1924,MenosVoraces_Rijeka,'LineWidth',3);
xlabel('$$A\tilde{n}o$$','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$$Capturas \left(\%\right)$$ ','Rotation',0,...
'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
legend({'Selacios','Especies menos voraces'],'Location','southoutside',...
'Orientation','horizontal','Interpreter','LaTeX'); set(gca,'layer','top');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX'); xlim([1913,1925]);

```

B.5 Figura 3.2

```

plot([0 0],[-6 6],'k--'); hold on; plot([-6 6],[0,0],'k--');
plot(0,0,'o','MarkerFaceColor',1/255*[255,147,0],'MarkerEdgeColor','k',...
'MarkerSize',10); r1 = 0.15; r2 = 0.1; N0 = [1,2,3];
N1 = linspace(1e-20,6); x = N1(1:end-1); u = diff(N1);
n = [0 1 1 0 ; 0 0 1 1];
color = (1/255)*[0,114,189;190,190,190;190,190,190;190,190,190];
for i = 1:4
    for j = 1:length(N0)
        N2 = N0(j)*(N1/N0(j)).^(-r2/r1); y = N2(1:end-1); v = diff(N2);
        plot((-1)^n(1,i)*N1,(-1)^n(2,i)*N2,'Color',color(i,:), 'LineWidth',3);
        for k = 1:25:length(N1)

```

```

h = annotation('arrow','headStyle','cback2',...
    'Color',color(i,:), 'HeadLength',15, 'HeadWidth',15);
set(h,'parent',gca);
set(h,'position',[(−1)n(1,i)*x(k),(−1)n(2,i)*y(k),...
    (−1)n(1,i)*u(k),(−1)n(2,i)*v(k)]);
end
end
end
xticks(0:2:6); yticks(0:2:6);
axis equal; axis([-6,6,-6,6]);
xlabel('$$N_1$$','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$$N_2$$','Rotation',0,'HorizontalAlignment','right',...
    'Interpreter','LaTeX'); set(gca,'layer','top');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');

```

B.6 Figura 3.3

```

figure(1); % Figura 3.3. (a)
r1 = 0.15; d12 = 3e-3; r2 = 0.1; d21 = 2e-3;
plot(0,0,'o','MarkerFaceColor',1/255*[255,147,0],'MarkerEdgeColor','k',...
    'MarkerSize',10); axis equal; axis([-6,6,-6,6]); hold on;
n10 = 1:1:4; n = [0 1 1 0 ; 0 0 1 1];
color = (1/255)*[190,190,190;190,190,190;190,190,190;0,114,189;190,190,190];
for i = 1:4
    for j = 1:length(n10)
        n1 = linspace(0,n10(j)); x = n1(1:end-1); u = (−1)i*diff(n1);
        n2 = (d21/d12)*sqrt(r1/r2)*n10(j)*sqrt(1-(n1./n10(j)).2);
        y = n2(1:end-1); v = (−1)i*diff(n2);
        p = plot((−1)n(1,i)*n1,(−1)n(2,i)*n2,'color',color(j,:), 'LineWidth',3);
        for k = 30:55:length(n1)

```

```
h = annotation('arrow','headStyle','cback2',...
    'color',color(j,:), 'HeadLength',15, 'HeadWidth',15);
set(h,'parent',gca);
set(h,'position',[(−1)n(1,i)*x(k),(−1)n(2,i)*y(k),...
    (−1)n(1,i)*u(k),(−1)n(2,i)*v(k)]);
end
end
end
text(3,2.5,{ '$$V_1$$'}, 'FontSize',20, 'Interpreter','LaTeX');
xticks(-6:2:6); yticks(-6:2:6);
xticklabels({'44','46','48','$$\frac{r_2}{\delta_{21}}=50$$','52','54','56'});
yticklabels({'44','46','48','$$\frac{r_1}{\delta_{12}}=50$$','52','54','56'});
title('(a)', 'Interpreter','LaTeX'); xlabel('$N_1$', 'Interpreter','LaTeX');
ylabel('$N_2$ ', 'Rotation',0, 'HorizontalAlignment','right',...
    'Interpreter','LaTeX'); set(gca,'layer','top');
leg = legend(p,{ 'Ciclo $$V_1: N_1^0=54\thinspace ; N_2^0=50$$'},...
    'Location','north', 'Interpreter','LaTeX');
title(leg, 'Condiciones iniciales arbitrarias', 'Interpreter','LaTeX');
set(gca,'FontSize',20, 'TickLabelInterpreter','LaTeX');
figure(2); % Figura 3.3. (b)
syms x;
fplot(4*cos(x), 'Color', (1/255)*[0,114,189], 'LineWidth',3); hold on;
fplot((d21/d12)*sqrt(r1/r2)*4*sin(x), '--', 'Color', (1/255)*[0,114,189],...
    'LineWidth',3);
for i = 2:8
    plot((i-1)*[pi/2,pi/2], [-6,6], ':k');
end
```

```
xticks(0:pi/2:4*pi); yticks(-6:2:6);
xticklabels({'0','1','2','3','4','5','6','7','8'});
yticklabels({'44','46','48','50','52','54','56'});
axis([0,4*pi,-6,6]); title('(b)', 'Interpreter', 'LaTeX');
xlabel('$\frac{t}{\left(\frac{\pi}{2\sqrt{r_1r_2}}\right)}$', ...
    'Interpreter', 'LaTeX');
ylabel('$N$', 'Rotation', 0, 'HorizontalAlignment', 'right', ...
    'Interpreter', 'LaTeX');
legend({'$N_1(t)$', '$N_2(t)$'}, 'Location', 'north', ...
    'Orientation', 'horizontal', 'Interpreter', 'LaTeX');
set(gca, 'layer', 'top');
set(gca, 'FontSize', 20, 'TickLabelInterpreter', 'LaTeX');
```

B.7 Figura 3.4

```
figure(1); % Figura 3.4. (a)
r1 = 0.15; d1 = 3e-3; r2 = 0.1; d2 = 2e-3;
dNdt = @(t,N) [N(1)*(r1-d1*N(2));-N(2)*(r2-d2*N(1))];
sigma = [4,50,100,170]; N10 = r2/d2+sigma; N20 = r1/d1;
color = (1/255)*[237,28,36;163,73,164;34,177,76;63,72,204];
n = [6 10 15 20]; tt = zeros(0) ; N1 = zeros(0) ; N2 = zeros(0);
for i = 1:length(sigma)
    [t,N] = ode45(dNdt,[0,300],[N10(i),N20],odeset('RelTol',1e-12,'AbsTol',1e-12));
    x = N(1:end-1,1); u = diff(N(:,1));
    y = N(1:end-1,2); v = diff(N(:,2));
    plot(N(:,1),N(:,2),'color',color(i,:),'LineWidth',3); hold on;
    for k = 300:5000:length(N)
        h = annotation('arrow','headStyle','cback2',...
            'color',color(i,:), 'HeadLength',n(i), 'HeadWidth',n(i));
```

```
set(h,'parent',gca);
set(h,'position',[x(k),y(k),u(k),v(k)]);
end
for j = 1:length(t)
    tt(j,i) = t(j); N1(j,i) = N(j,1) ; N2(j,i) = N(j,2);
end
end
plot([0,0],[-25,225],'k'); plot([-25,225],[0,0],'k');
plot([r2/d2,r2/d2],[-25,225],'--k'); plot([-25,225],[r1/d1,r1/d1],'--k');
V = d2*sigma-r2*log((d2/r2)*N10); C = exp(-V(end));
x1 = r2/d2; x2 = -(r2/d2)*lambertw(-1,-(C^(1/r2))*exp(-1));
x3 = r2/d2; x4 = -(r2/d2)*lambertw(0,-(C^(1/r2))*exp(-1));
y1 = -(r1/d1)*lambertw(0,-(C^(1/r1))*exp(-1)); y2 = r1/d1;
y3 = -(r1/d1)*lambertw(-1,-(C^(1/r1))*exp(-1)); y4 = r1/d1;
X = [x1-1 x2-15 x3-13 x4-15]; Y = [y1-15 y2+5 y3+7 y4+5];
plot(x1,y1,'o','MarkerFaceColor',1/255*[255,147,0],'MarkerEdgeColor','k',...
    'MarkerSize',15);
plot(x2,y2,'o','MarkerFaceColor',1/255*[255,147,0],'MarkerEdgeColor','k',...
    'MarkerSize',15);
plot(x3,y3,'o','MarkerFaceColor',1/255*[255,147,0],'MarkerEdgeColor','k',...
    'MarkerSize',15);
plot(x4,y4,'o','MarkerFaceColor',1/255*[255,147,0],'MarkerEdgeColor','k',...
    'MarkerSize',15);
text(X,Y,{ 'A', 'B', 'C', 'D' }, 'FontSize',20, 'Interpreter','LaTeX');
text([54 83 110 150],[59 83 110 150],{ '$$V_1$$', '$$V_2$$', ...
    '$$V_3$$', '$$V_4$$' }, 'FontSize',20, 'Interpreter','LaTeX');
xticks(0:50:200); yticks(0:50:200);
```

```

xticklabels({'0',' $\frac{r_2}{\delta_{21}}=50$ ','100','150','200'});
yticklabels({'0',' $\frac{r_1}{\delta_{12}}=50$ ','100','150','200'});
axis equal; axis([-25,225,-25,225]);
title('(a)', 'Interpreter', 'LaTeX'); xlabel('N_1', 'Interpreter', 'LaTeX');
ylabel('N_2', 'Rotation', 0, 'HorizontalAlignment', 'right', ...
    'Interpreter', 'LaTeX'); set(gca, 'layer', 'top');
leg1 = legend({'Ciclo V_1: N_1^0=54\thinspace ; N_2^0=50', ...
    'Ciclo V_2: N_1^0=100\thinspace ; N_2^0=50', ...
    'Ciclo V_3: N_1^0=150\thinspace ; N_2^0=50', ...
    'Ciclo V_4: N_1^0=220\thinspace ; N_2^0=50'}, ...
    'Location', 'eastoutside', 'Interpreter', 'LaTeX');
title(leg1, 'Condiciones iniciales arbitrarias', 'Interpreter', 'LaTeX');
set(gca, 'FontSize', 20, 'TickLabelInterpreter', 'LaTeX');
figure(2); % Figura 3.4. (b)
p1 = subplot(2,1,1); p1.Position(2) = 0.67; p1.Position(4) = 0.15;
k = find(tt(:,1)==300);
plot(tt(1:k,1), N1(1:k,1), 'k', 'LineWidth', 1); hold on;
plot(tt(1:k,1), N2(1:k,1), 'k--', 'LineWidth', 1);
plot(tt(1:k,1), N1(1:k,1), 'Color', color(1,:), 'LineWidth', 1.25);
plot(tt(1:k,1), N2(1:k,1), '--', 'Color', color(1,:), 'LineWidth', 1.25);
axis([0,300,45,55]); yticks([45,50,55]);
title('Ciclo V_1', 'Interpreter', 'LaTeX');
xlabel('t (Unidades\thinspace arbitrarias)', 'Interpreter', 'LaTeX');
ylabel('N', 'Rotation', 0, 'HorizontalAlignment', 'right', ...
    'Interpreter', 'LaTeX');
leg2 = legend({'N_1(t)', 'N_2(t)'}, 'Orientation', 'horizontal', ...
    'Interpreter', 'LaTeX');

```

```

leg2.Position(1) = 0.4 ; leg2.Position(2) = 0.1;
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');
p2 = subplot(2,1,2); p2.Position(2) = 0.3; p2.Position(4) = 0.15;
k = find(tt(:,end)==300);
plot(tt(1:k,end),N1(1:k,end),'Color',color(end,:), 'LineWidth',1.25); hold on;
plot(tt(1:k,end),N2(1:k,end),'--','Color',color(end,:), 'LineWidth',1.25);
axis([0,300,-25,250]);
yticks([0 100 200]); title('Ciclo $$V_4$$','Interpreter','LaTeX');
xlabel('$$t$$ (Unidades\thinspace arbitrarias)','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$$N$$ ','Rotation',0,'HorizontalAlignment','right',...
    'Interpreter','LaTeX'); set(gca,'layer','top');
p3 = supitle('(b)'); set(p3,'FontSize',25,'Interpreter','LaTeX');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');

```

B.8 Figura 3.5

```

r1 = 0.15; d1 = 3e-3; r2 = 0.1; d2 = 2e-3;
sigma = logspace(-2,3.1,250); N10 = r2/d2+sigma ; N20 = r1/d1;
V = d2*sigma-r2*log((d2/r2)*N10); C = exp(-V);
T1 = zeros(0); T2 = zeros(0); T3 = zeros(0); T4 = zeros(0);
for i = 1:length(sigma)
    f1 = @(x) 1./(r1*r2*x.*(1+lambertw(-1,(-(x.^(1/r2))/exp(1))))).*...
        (1+lambertw(0,(-(C(i)./x).^(1/r1))/exp(1))));
    T1(i) = integral(f1,1,C(i),'RelTol',1e-1,'AbsTol',1e-1);
    f2 = @(x) 1./(r1*r2*x.*(1+lambertw(-1,(-(x.^(1/r2))/exp(1))))).*...
        (1+lambertw(-1,(-(C(i)./x).^(1/r1))/exp(1))));
    T2(i) = integral(f2,C(i),1,'RelTol',1e-1,'AbsTol',1e-1);
    f3 = @(x) 1./(r1*r2*x.*(1+lambertw(0,(-(x.^(1/r2))/exp(1))))).*...
        (1+lambertw(-1,(-(C(i)./x).^(1/r1))/exp(1))));
    T3(i) = integral(f3,1,C(i),'RelTol',1e-1,'AbsTol',1e-1);

```

```

f4 = @(x) 1./(r1*r2*x.*(1+lambertw(0,(-(x.^(1/r2))/exp(1))))).*...
    (1+lambertw(0,-((C(i)./x).^(1/r1))/exp(1))));
T4(i) = integral(f4,C(i),1,'RelTol',1e-1,'AbsTol',1e-1);
end

T = T1+T2+T3+T4;

subplot(1,2,1);
semilogx(V,T/((2*pi)/sqrt(r1*r2)),'LineWidth',3); hold on;
fplot(1,'k--'); axis([V(1),1e2,0.5,4]); xlabel('$$V$$','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$$\frac{T}{\left(\frac{2\pi}{\sqrt{r_1r_2}}\right)}$$ ','...
    'Rotation',0,'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');

plot2 = subplot(1,2,2); plot2.Position(1)=0.6;
semilogx(V,T1/(pi/(2*sqrt(r1*r2))),'LineWidth',3); hold on;
semilogx(V,T2/(pi/(2*sqrt(r1*r2))),'LineWidth',3);
semilogx(V,T3/(pi/(2*sqrt(r1*r2))),'LineWidth',3);
semilogx(V,T4/(pi/(2*sqrt(r1*r2))),'LineWidth',3); fplot(1,'k--');
fplot(1,'k--'); axis([V(1),1e2,0,4]); xlabel('$$V$$','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$$\frac{\Delta t}{\left(\frac{\pi}{2\sqrt{r_1r_2}}\right)}$$ ','...
    'Rotation',0,'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
legend({'$$A \rightarrow B$$','$$B \rightarrow C$$','$$C \rightarrow D$$',...
    '$$D \rightarrow A$$'],'Location','northwest','Interpreter','LaTeX');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');

```

B.9 Figura 4.1

```

d = 2e-5 ; r = 0.6; dSI dt = @(t,SI) [-d*SI(1)*SI(2);-SI(2)*(r-d*SI(1))];
N = 1e5; S0 = (0.1:0.1:0.9)*1e5; I0 = N - S0;
for i = 1:length(S0)
    [t,SI] = ode45(dSI dt,[0,300],[S0(i),I0(i)],odeset('RelTol',1e-12,'AbsTol',1e-12));
    x = SI(1:end-1,1); u = diff(SI(:,1));
    y = SI(1:end-1,2); v = diff(SI(:,2));

```



```
plot(SI(:,1),SI(:,2),'color',(1/255)*[0,114,189],'LineWidth',3); hold on;
for k = 200:6000:length(SI)
    h = annotation('arrow','headStyle','cback2',...
        'color',(1/255)*[0,114,189],'HeadLength',15,'HeadWidth',15);
    set(h,'parent',gca);
    set(h,'position',[x(k),y(k),u(k),v(k)]);
end
end
f = plot([0,N],[N,0],'k','LineWidth',3);
axis equal; axis([0,N,0,N]);
xlabel('$$$$','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$I$','$','Rotation',0,'HorizontalAlignment','right',...
    'Interpreter','LaTeX');
legend(f,{'$N=S_0+I_0$'},'Orientation','horizontal',...
    'Interpreter','LaTeX'); set(gca,'layer','top');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');
```

B.10 Figuras 4.2 y 4.3

```
I_datos = [503 595 858 1325 1970 2737 5277 5834 7835 9375 11357 15806 ...
    18677 22373 25762 28477 31393 33413 35705 37424 38638 38560 52309 ...
    56860 57452 57992 58108 58002 56541 54825 54608 51859 51390 49631 ...
    47413 45365 42924 39809 37199 34898 32368 29864 27402 25230 23702 ...
    22159 20335 18933 17567 16116 14859 13569 12124 10783 9906 9030 ...
    8106 7372 6731 6189 5799 5410 5030 4603 4310 3881 3600 3236 2967 ...
    2764 2640 2545 2425 2267 2062 2020 1973 1905 1865 1810 1794 1835 ...
    1829 1761 1699 1656 1572 1537 1479 1436 1418 1371 1265 1154 1098 ...
    998 907 881 833 796 749 736 643 537 461 404 361 346 226 206 176 159 ...
    141 131 120 113 110 115 115 115 115 111 111 114 112 107 101 97 103 ...
    104 119]';
F_datos = [17 18 26 42 56 82 131 133 171 213 259 361 425 491 563 633 718 ...
```

```
805 905 1012 1112 1117 1369 1521 1663 1766 1864 2003 2116 2238 2238 ...
2443 2445 2595 2665 2717 2746 2790 2837 2872 2914 2947 2983 3015 ...
3044 3072 3100 3123 3139 3161 3172 3180 3193 3203 3217 3230 3241 ...
3249 3253 3259 3274 3274 3281 3285 3291 3296 3299 3304 3308 3309 ...
3316 3322 3326 3330 3333 3335 3335 3337 3339 3340 3343 3343 3345 ...
3345 3346 3346 4636 4636 4636 4636 4636 4636 4636 4636 4637 ...
4637 4637 4637 4637 4637 4637 4637 4637 4637 4637 4637 4637 ...
4637 4637 4637 4637 4637 4637 4638 4638 4638 4638 4638 4638 ...
4638 4638 4638 4638 4638 4638 4638 4638 4638]';

A_datos = [28 30 36 39 49 58 101 120 135 214 275 463 614 843 1115 1477 ...
1999 2596 3219 3918 4636 5082 6217 7977 9298 10755 12462 14206 ...
15962 18014 18704 22699 23187 25015 27676 30084 32930 36329 39320 ...
42162 44854 47450 50001 52292 53944 55539 57388 58804 60181 61644 ...
62901 64196 65660 67017 67910 68798 69755 70535 71266 71857 72362 ...
72814 73280 73773 74181 74720 75100 75582 75923 76206 76405 76565 ...
76760 76946 77207 77310 77410 77567 77679 77791 77877 77956 78039 ...
78200 78311 78401 77552 77614 77690 77745 77799 77861 77983 78109 ...
78175 78277 78374 78422 78474 78523 78573 78586 78684 78792 78870 ...
78929 78977 78993 79127 79167 79198 79222 79246 79261 79281 79293 ...
79306 79310 79310 79310 79310 79332 79335 79343 79352 79358 79367 ...
79371 79382 79386 79389]';

R_datos = F_datos + A_datos;

t_datos = (0:length(I_datos)-1)';

S0 = 1e5;

delta0 = (I_datos(2)-I_datos(1))/(S0*I_datos(1)*(t_datos(2)-t_datos(1)));

k = find(I_datos==max(I_datos)) ; r0 = delta0*S0*exp(-
delta0*trapz(I_datos(1:k)));

figure(1); % Figura 4.2.

w0 = [S0,delta0,r0];
```

```

w = fminsearch(@epsilon,w0,[],t_datos,I_datos,R_datos);
dNdt = @(t,N) [-w(2)*N(1)*N(2);-N(2)*(w(3)-w(2)*N(1));w(3)*N(2)];
[t,N] = ode45(dNdt,[0,300],[w(1),I_datos(1),R_datos(1)],...
    odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
plot(t,N(:,1),'Color',(1/255)*[255,192,0],'LineWidth',3); hold on;
plot(t,N(:,2),'r','LineWidth',3); plot(t_datos,I_datos,'r.','MarkerSize',10);
plot(t,N(:,3),'Color',1/255*[68,114,196],'LineWidth',3);
plot(t_datos,R_datos,'.','Color',1/255*[68,114,196],'MarkerSize',10);
axis([0,length(t_datos)-1,0,9e4]); set(gca,'layer','top');
xticks(0:10:length(t_datos)-1); yticks(0:1e4:9e4);
xticklabels({'22 ene','1 feb','11 feb','21 feb','2 mar','12 mar',...
    '22 mar','1 abr','11 abr','21 abr','1 may','11 may','21 may','31 may'});
xtickangle(45);
xlabel('$D\acute{\imath}a$', 'Interpreter','LaTeX');
ylabel('$Poblaci\acute{o}n$', 'Rotation',0,...
    'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
legend({'$S(t)$','$I(t)$','$I_{\{datos\}}$','$R(t)$','$R_{\{datos\}}$'},...
    'Location','east','Interpreter','LaTeX');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');
m = find(N(:,2)==max(N(:,2))); tMaxI_SIR_clasico = t(m);
figure(2); % Figura 4.3.
w0 = [S0,delta0,r0/2,r0/2];
w = fminsearch(@epsilon_mod,w0,[],t_datos,I_datos,F_datos,A_datos);
dNdt = @(t,N) [-w(2)*N(1)*N(2);-N(2)*(w(3)+w(4)-
w(2)*N(1));w(3)*N(2);w(4)*N(2)];
[t,N] = ode45(dNdt,[0,300],[w(1),I_datos(1),F_datos(1),A_datos(1)],...
    odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
    
```

```
plot(t,N(:,1),'Color',(1/255)*[255,192,0],'LineWidth',3); hold on;
plot(t,N(:,2),'r','LineWidth',3); plot(t_datos,I_datos,'r.','MarkerSize',10);
plot(t,N(:,3),'k','LineWidth',3); plot(t_datos,F_datos,'k.','MarkerSize',10);
plot(t,N(:,4),'Color',(1/255)*[34,177,76],'LineWidth',3);
plot(t_datos,A_datos,'.','Color',(1/255)*[34,177,76],'MarkerSize',10);
axis([0,length(t_datos)-1,0,9e4]); set(gca,'layer','top');
xticks(0:10:length(t_datos)); yticks(0:1e4:9e4);
xticklabels({'22 ene','1 feb','11 feb','21 feb','2 mar','12 mar',...
    '22 mar','1 abr','11 abr','21 abr','1 may','11 may','21 may','31 may'});
xtickangle(45);
xlabel('$D\acute{\imath}a$', 'Interpreter','LaTeX');
ylabel('$Poblaci\acute{o}n$', 'Rotation',0,...
    'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
legend({'$S(t)$','$I(t)$','$I_{\text{datos}}$','$F(t)$','$F_{\text{datos}}$',...
    '$A(t)$','$A_{\text{datos}}$'}, 'Location','east','Interpreter','LaTeX');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');
m = find(N(:,2)==max(N(:,2))); tMaxI_SIR_extendido = t(m);
% Función para el modelo SIR:
function Epsilon = epsilon(w0,t_datos,I_datos,R_datos)
dNdt = @(t,N) [-w0(2)*N(1)*N(2);-N(2)*(w0(3)-w0(2)*N(1));w0(3)*N(2)];
[~,N] = ode45(dNdt,t_datos,[w0(1),I_datos(1),R_datos(1)],...
    odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
difI = N(:,2)-I_datos(1:length(t_datos));
difR = N(:,3)-R_datos(1:length(t_datos));
Epsilon = difI*difI+difR*difR;
end
% Función para la variante del modelo SIR:
```

```

function Epsilon_Mod = epsilon_mod(w0,t_datos,I_datos,F_datos,A_datos)
dNdt = @(t,N) [-w0(2)*N(1)*N(2);-N(2)*(w0(3)+w0(4)-
w0(2)*N(1));w0(3)*N(2);w0(4)*N(2)];
[~,N] = ode45(dNdt,t_datos,[w0(1),I_datos(1),F_datos(1),A_datos(1)],...
    odeset('RelTol',1e-5,'AbsTol',1e-6));
diffI = N(:,2)-I_datos(1:length(t_datos));
diffF = N(:,3)-F_datos(1:length(t_datos));
difA = N(:,4)-A_datos(1:length(t_datos));
Epsilon_Mod = diffI*diffI+diffF*diffF+difA*difA;
end

```

B.11 Figura I

```

[x,y] = meshgrid(0.1:0.1:0.8,(1e-3)*(1:0.1:5)); z = x./y;
p = subplot(1,1,1); plot3(x,y,z); surf(x,y,z); p.Position(1) = 0.15;
xlabel('$$r_i$$','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$$\delta_{ij}$$','Interpreter','LaTeX');
zlabel('$$N_j^c=\frac{r_i}{\delta_{ij}}$$','Rotation',0,...
    'HorizontalAlignment','right','Interpreter','LaTeX');
set(gca,'layer','top'); set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');

```

B.12 Figura II

```

syms x; fplot(x*exp(x),[-8,-1],'LineWidth',3); hold on;
fplot(x*exp(x),[-1,1],'LineWidth',3);
plot([0,0],[-0.4,0.4],'k--'); plot([-8,1],[0,0],'k--');
axis([-8,1,-0.4,0.4]); xticks(-8:1:1); yticks(-0.5:0.1:0.5);
xlabel('$$x$$','Interpreter','LaTeX');
ylabel('$$f(x)$$','Rotation',0,'HorizontalAlignment','right',...
    'Interpreter','LaTeX');
legend({'$$W_{-1}$$','$$W_0$$'},'Location','northwest','Interpreter','LaTeX');
set(gca,'FontSize',20,'TickLabelInterpreter','LaTeX');

```

